

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Entomologie



Bc. Petr Máslo

Faktory ovlivňující složení hmyzích společenstev na malých mršinách

Factors affecting the composition of insect communities on carcasses of small mammals

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Petr Šípek Ph.D.

Konzultant: RNDr. František X. J. Sládeček

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

Podpis

Petr Máslo

Terénní výzkum byl prováděn ve spolupráci s Mgr. Jakubem Kadlecem a Bc. Šárkou Mikátovou, data uvedená v této práci jsou použita s jejich vědomím a souhlasem.

.....

Mgr. Jakub Kadlec

.....

Bc. Šárka Mikátová

Chtěl bych poděkovat svému školiteli Mgr. Petru Šípkovi Ph.D., svému konzultantovi RNDr. Františku X. J. Sládečkovi a kolegům Mgr. Jakubu Kadlecovi a Bc. Šárce Mikátové, bez jejichž pomoci by tato práce nemohla vzniknout. Za poskytnuté zázemí při realizaci terénních výzkumů a přátelské přijetí děkuji Dostihovému centru Osvinov (Ing. Miroslav Bašta a Ing. Pavlína Baštová) a spolku Zamenis (Karel Janoušek a Ing. Radka Musilová Ph.D.). Velké díky patří především mé rodině a také přátelům za všestrannou podporu během studia a psaní této práce.

Práce vznikla za finanční podpory grantové agentury UK, jako součást projektu GAUK 243-227304.

Obsah

1. Úvod	1
2.1 Kadaver jako potravní zdroj	3
2.1.1 Vliv velikosti a typu kadaveru na složení nekrobiontního společenstva.....	5
2.2 Rozklad kadaveru	6
2.3 Nekrofágové a nekrobionti	10
2.3.1 Omnivoři.....	10
2.3.2 Náhodní konzumenti kadaverů a oportunní nekrofágové.....	11
2.3.3 Predátoři a parazitoidi.....	11
2.3.4 Obligátní nekrofágové	12
3. Metodika.....	16
4. Výsledky	22
4.1 Vliv velikosti kadaveru na abundanci a druhovou diverzitu společenstva.....	24
4.1.1 Vliv velikost kadaveru na abundanci společenstva	24
4.1.2 Vliv velikosti kadaveru na druhovou diverzitu společenstva	26
4.2 Vliv velikosti kadaveru na zastoupení ekologických skupin.....	27
4.2.1 Nekrofágové	27
4.2.2 Predátoři a parazitoidi.....	29
4.2.3 Omnivoři.....	30
4.3 Vliv velikosti kadaveru na densitu společenstva	32
4.4 Velikostní preference zástupců jednotlivých gild	33
4.4.1 Nekrofágové	33
4.4.2 Predátoři	34
4.4.3 Omnivoři.....	35
5. Diskuse	37
5.1 Vliv velikosti kadaveru na abundanci, diverzitu a densitu společenstva ..	38
5.1.1 Vliv velikost kadaveru na abundanci a diverzitu společenstva	38
5.1.2 Vliv velikosti kadaveru na druhovou diverzitu společenstva	39
5.2 Vliv velikosti na zastoupení ekologických skupin a velikostní preference jednotlivých taxonů	39
5.2.1 Nekrofágové	39

5.2.2 Predátoři a parazitoidi.....	44
5.2.3 Omnivoři.....	46
5.2.4 Náhodně se vyskytující skupiny	48
6. Závěr	49
7. Literatura	51
8. Přílohy	62

Abstrakt

Tato práce se zabývá vlivem velikosti kadaveru na složení společenstva bezobratlých na kadaverech malých savců. Zkoumán byl vliv velikosti kadaveru na celkovou abundanci bezobratlých, densitu a druhovou bohatost společenstva, zastoupení jednotlivých ekologických gild a velikostní preference zaznamenaných taxonů. Pokusy probíhaly v roce 2014 na lučních biotopech ve třech termínech – na jaře, v létě a na podzim. Použity byly tři velikostní kategorie kadaverů: myš (20 g), malý potkan (100 g) a velký potkan (400 – 500 g). Velikost kadaveru má zásadní vliv na abundanci přítomných bezobratlých, větší kadavery jsou obývány početnějšími společenstvy. Abundance společenstva stoupá rovnoměrně s rostoucí hmotností kadaveru, densita společenstva tedy zůstává konstantní. Větší kadavery také hostí druhově bohatší společenstva. Dominantní ekologickou gildou jsou nekrofágové, především bzučivkovití (Diptera: Calliphoridae). Velikostní preference jednotlivých taxonů je různá, nekrofágové a predátoři preferují spíše větší kadavery, omnivorní hrobařici (Coleoptera: Silphidae) preferují kadavery spíše menší. Pohlaví mrchožroutovitých (Silphidae) nemá vliv na velikostní preference, samci i samice stejného druhu mají preference velmi podobné.

Klíčová slova

Efemerní habitat, kadaver, nekrobiont, velikost, abundance, diverzita, kompetice, hmyzí společenstvo

Abstract

This thesis describes invertebrate community on cadavers of small mammals, in particular how cadaver size influences abundance, density, species richness and composition of the necrobiont community. Cadaver size preference of present insects is also described. Field experiments were performed in 2014 in meadow habitats in spring, summer and autumn season. Cadavers were chosen in three weight groups: mice (20 g), small rats (100 g) and large rats (400 – 500 g). Invertebrate abundance increases with cadaver mass, density of the community remains constant. Larger cadavers also have higher species richness. Most dominant ecological guild are necrophages, represented mostly by blow flies (Calliphoridae). Cadaver size preference of recorded insects differ, necrophagous and predatory taxa tend to prefer larger cadavers. Omnivorous carrion beetles (Silphidae: *Nicrophorus*) prefer small cadavers. Sex of the carrion beetles (Silphidae) does not affect their cadaver size preference, males and females of particular species have very similar preferences.

Keywords

Ephemeral resource patch, cadaver, necrobiont, size, abundance, diversity, competition, insect communities

1. Úvod

Tato práce vznikla za účelem studia vlivu velikosti kadaveru na průběh heterotrofní sukcese, kompetice mezi hlavními skupinami nekrofágního hmyzu, především mrchožroutovitými brouky (Coleoptera: Silphidae) a nekrofágními dvoukřídly (Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae). Výzkum prezentovaný v rámci této diplomové práce je součástí projektu "Mechanismy sukcese nekrobiontních hmyzích společenstev na mršinách drobných obratlovců", který pod vedením Mgr. Petra Šípka Ph.D. zpracovává tým studentů entomologie na Přírodovědecké Fakultě Univerzity Karlovy v Praze - Jakub Kadlec, Petr Máslo, Šárka Mikátová. Tento projekt je od roku 2015 podporován grantovou agenturou UK jako projekt: GAUK č. 361715, jehož výsledky budou ještě dále rozšířeny již probíhající spoluprací s týmem pod vedením RNDr. Františka X. J. Sládečka, který se zabývá koprobiontními společenstvy. Ve společné studii, zabývající se oběma efemérními mikrohabitaty, budou porovnány mechanismy jejich heterotrofní sukcese a úloha živočichů tyto habitaty obývajících.

Nekrobionti jsou významnou ekologickou skupinou, která napomáhá rozkladu těl mrtvých živočichů a tím uvolňuje živiny, vázané v jejich tělech zpátky do ekosystému. Poznání procesů, které na kadaverech probíhají, je důležité nejen pro ekologii, ale také pro hygienickou, veterinární a kriminalistickou praxi. Jelikož většina prací, zaměřujících se na nekrobiontní společenstva, je orientována spíše na forenzní entomologii a tedy na kadavery přibližné velikosti člověka, byla tato práce koncipována jako výzkum procesů, probíhajících na kadaverech drobných savců. O procesech, které probíhají na malých kadaverech je toho známo poměrně málo, navíc forenzní entomologické práce obvykle sledují jeden či několik málo kadaverů. Malé kadavery technicky a logisticky umožňují zpracovat více jednotlivých kusů a tím statisticky odfiltrovat vliv náhodných odchylek jednotlivých pozorování či nenadálých klimatických výkyvů. Tato práce se zaměřuje na heterotrofní sukcesi na malých kadaverech do hmotnosti cca 0,5 kg v lučních biotopech mírného pásu ve střední Evropě. Terénní pokusy byly prováděny v týmové spolupráci s Jakubem Kadlecem a Šárkou Mikátovou, data pro tuto práci byla použita s jejich vědomím a souhlasem.

Cílem této práce je zjistit, jaký vliv má velikost kadaveru na složení nekrobiontního společenstva. Jak se liší početnost, densita a druhová bohatost společenstva, jaké preference velikosti kadaveru mají hlavní skupiny nekrobiontního

hmyzu. Jak se liší se jejich preference na základě taxonomické příslušnosti, ekologické skupiny (gildy) a v případě mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) také pohlaví. Dále je také cílem popsat možné vzájemné vztahy primárních kolonizátorů, nekrobiontních predátorů a dalších skupin a jejich rozdílné chování na různě velkých kadaverech.

2.1 Kadaver jako potravní zdroj

Mrtvá těla živočichů jsou bohatý potravní zdroj, který je obvykle rozmístěn náhodně v prostoru i čase. Tento zdroj má efemérní povahu, je velmi úživný a alespoň zpočátku poměrně snadno využitelný, proto je o něj vedena intenzivní kompetice. Podobnými nahodile se vyskytujícími efemérními zdroji (ephemeral resource patches) mohou být také exkrementy, plodnice hub či ovoce (Sevenster a Alphen 1996; Heard 1998; Finn 2001). Na kadaver je také možno pohlížet jako na ostrov v okolní krajině, který je bohatý na živiny a vodu, která je v mnohých prostředích také limitujícím faktorem. Právě tato ostrůvkovitá povaha zdroje je důležitá pro dynamiku populací jednotlivých kompetitorů. Kompetičně slabší druhy totiž mohou nalézt zdroj, který ještě není obsazen silnějšími kompetitory nebo je pro ně nevhodný (Hanski 1987; Shorrocks 1990). Tím je umožněna, ve spolupůsobení s fluktuacemi populací, dlouhodobá koexistence druhů, které by na méně roztržštěných zdrojích potravy nemohly společně přežívat (Chesson a Warner 1981; Shorrocks a Bingley 1994; Finn 2001; Brundage et al. 2014).

Kadavery využívá široké spektrum taxonů, od bakterií a mikroskopických hub, přes nejružnější bezobratlé až po velké obratlovce (Rozen et al. 2008). Vazba nekrobiontních organismů na kadavery je různě silná, od oportunních konzumentů, kteří ke svému životu kadavery vůbec nepotřebují, až po obligátní nekrofágy s poměrně dosti úzkou specializací. Příkladem takového druhu může být sýrohlodka *Thyreophora cynophila* (Diptera: Piophilidae), která je vázána na kosti obratlovců, u kterých byla činností velkých predátorů zpřístupněna kostní dřev. (Gu et al. 2014).

Původ mršiny, resp. příčina smrti daného živočicha může být velmi různorodá. Záleží na mnoha faktorech, které v dané lokalitě působí a ovlivňují jak charakter kadaveru, tak jeho přístupnost dalším konzumentům a rozmístění v čase a prostoru. Provoz na pozemních komunikacích může přispívat k mortalitě místní fauny, v případě malých obratlovců však často dochází k rozdrčení a následnému vysušení kadaverů, které jsou pak pro mnohé nekrofágy nepoužitelné. Další zdroje mortality mohou být predátoři, paraziti, nemoci, nedostatek potravy, vody či jiných minerálních látek (Belovsky a Jordan 1981), vliv ročních období (typicky mrazy a sníh) nebo polní práce a mechanické kosení.

Některé faktory mohou způsobovat masový výskyt kadaverů v krátkém časovém období. Jde například o masové migrace lososů, kteří cestou na trdliště hynou a zásobují

blízké okolí toků velkým množstvím potravy (DeVault et al. 2003). Také velké disturbance jako povodně či požáry mohou být bohatým zdrojem kadaverů, tyto kadavery jsou však obvykle také specificky poškozené a ne všichni nekrofágové jsou schopni je dobře využít (Campobasso et al. 2001). V oblastech, kde bývá přes zimu vysoká sněhová pokrývka, je pravidelně období po odtání sněhu obdobím hojnosti potravy pro nekrofágy, neboť ustupující sníh odkrývá velké množství kadaverů drobných obratlovců, zejména hlodavců (DeVault et al. 2003).

Kromě těchto více či méně náhodných událostí, které významně zvyšují nabídku kadaverů, se v krajině objevují kadavery více či méně pravidelně, byť s mnohem menší četností a na daném místě a čase s menší prediktabilitou. Tyto kadavery jsou produktem běžné mortality živočichů, způsobené špatnou výživou, parazity, nemocemi a predátory. Predátoři mají na mortalitu značně rozdílný vliv. Některé oblasti jsou větších predátorů zcela prosty a živočichové tedy umírají z jiných příčin, ale mohou také hynout predací až ve třech čtvrtinách případů (DeVault et al. 2003).

O kadaver je vedena kompetice mezi třemi hlavními skupinami konzumentů – mikroorganismy, členovci a obratlovci. Každá skupina má značně odlišný způsob, kterým kadavery využívá, konzumuje a jakými způsoby o ně bojuje. Mikroorganismy jsou nejvíce ovlivněné teplotou a vlhkostí, nejrychlejší mikrobiální rozklad kadaveru probíhá obvykle mezi 25°C a 35°C (Campobasso et al. 2001). Mikroorganismy mohou produkovat metabolity, které jsou nechutné či jedovaté pro ostatní konzumenty, oproti tomu bezobratlí mohou produkovat antimikrobiální látky (Rozen et al. 2008; Tomberlin et al. 2012). Bezobratlí často kolonizují mrtvá těla živočichů velmi krátce po smrti daného živočicha (Payne 1965), produkují antimikrobiální látky (Rozen et al. 2008; Hall et al. 2011) či mohou na kadavery přinášet vlastní inokulum bakterií, čímž mohou ovlivňovat složení mikrobiálního společenstva ve svůj prospěch (Rivers et al. 2011; Tomberlin et al. 2012; Thompson et al. 2013). Obratlovci bojují proti ostatním konkurentům včasným objevením kadaveru, velmi nízkým pH žaludku, které dokáže účinně omezit většinu mikroorganismů, a aktivitou imunitního systému (Benbow et al. 2015).

V tělech živočichů kromě vody je vázáno poměrně velké množství dusíku, fosforu, a v případě obratlovců také vápníku (Carter et al. 2007; Parmenter a MacMahon 2009). Právě především obsahem dusíku se liší od většiny jiných materiálů, na kterých probíhá heterotrofní sukcese (trus býložravců, dřevo, rostlinný opad, ovoce). Rozklad

kadaverů je také obvykle výrazně rychlejší, než rozklad rostlinných zbytků (Kočárek 2003; Moore et al. 2004; Carter et al. 2007; Weslien et al. 2011).

2.1.1 Vliv velikosti a typu kadaveru na složení nekrobiontního společenstva

Velikost kadaveru hraje zásadní roli v počtu živočichů, které může živit a také ve složení nekrofágního společenstva a jeho sukcese (Carter et al. 2007; Matuszewski et al. 2010). Velké kadavery jsou významným, ale vzácnějším zdrojem potravy a mohou hostit velkou škálu živočichů, od velkých obratlovců až po nejdrobnější bezbratlé (Benbow et al. 2015). Oproti tomu malé kadavery jsou obvykle dostupnější a mohou být celé využity kolonizátory, kteří je usurpují a vyloučí ostatní konkurenty (Hewadikaram a Goff 1991; Finn a Giller 2000). Těla drobných obratlovců, typicky drobní pěvci, hlodavci a hmyzožravci, jsou zdrojem potravy pro larvy hrobaříků, kteří si tento zdroj mohou usurpovat (Scott 1998; Sikes 2008). Malé kadavery mohou být snadno beze zbytku zkonzumovány obratlovci.

S nárůstem velikosti potravního zdroje narůstá počet (abundance) živočichů, kteří jej obývají (Sevenster a Alphen 1996; Finn a Giller 2000; Woodcock et al. 2002). Tento jev je společný mnoha efemérním habitatům, jako jsou plodnice hub, ovoce, trus či kadavery. Růst abundance pak zřejmě závisí na kvalitě či uživnosti daného substrátu. Např. na ovoci dochází k nárůstu abundance pozvolněji (Sevenster a Alphen 1996), společenstva větších potravních zdrojů tedy mají nižší densitu (počet jedinců vztažený na jednotku hmoty). Větší potravní zdroj tak může být přístupnější i slabším kompetitorům (low-density refuge) (Sevenster a Alphen 1996). Oproti tomu densita společenstva kadaverů zůstává víceméně stabilní, abundance živočichů rostou spolu s rostoucí hmotou kadaveru (Woodcock et al. 2002).

S narůstající velikostí kadaveru dochází k navyšování početnosti populací zejména nekrofágních dvoukřídlých (Kuusela a Hanski 1982; Kneidel 1984; Matuszewski et al. 2014). Tento trend je nápadný zejména u větších kadaverů, přestože většina prací na toto téma je zaměřena spíše na získání informací použitelných ve forenzní praxi a tedy na kadavery přibližné velikosti člověka. Abundanci dvoukřídlých však může ovlivňovat konkurence, která vzniká mezi larvami při velkých hustotách (Ireland a Turner 2006). Naopak při velmi nízkých hustotách může být pro larvy problematické udržovat ideální zvlhčení potravy a trávení tkání kadaveru (Tarone a Foran 2006). Zásadní vliv

může mít také aktivita predátorů, kteří larvy dvoukřídlých loví. S narůstající hmotností kadaveru se tedy může zvyšovat počet a druhová diverzita živočichů (Schoenly a Reid 1987; Finn a Giller 2000; Woodcock et al. 2002), kteří ho obývají, ale narůstá také komplexita společenstva a jeho vnitřních vztahů. Komplikovanější vztahy mezi členy společenstva mohou brzdit růst populací některých skupin živočichů (Gessner et al. 2010). Menší kadavery tak mohou být pro první kolonizátory zdrojem, který mohou využívat s menší mírou konkurence, než jaká je běžná na velkých kadaverech. Kteří živočichové budou prvními kolonizátory však kromě jejich mobility a efektivity nalézání kadaverů závisí také na náhodě (Campobasso et al. 2001; Gunn a Bird 2011). Slabší kompetitoři tak mohou nalézat „pravděpodobnostní útočiště“ (probability refuge) na zdrojích, které působením náhody objevili silnější kompetitoři pozdě či je neobjevili vůbec (Shorrocks 1990; Shorrocks a Bingley 1994).

Velké kadavery mohou mít díky činnosti velkých počtů larev dvoukřídlých značně vyšší teplotu, než je teplota okolí. Toto umožňuje vývoj bezobratlých i při nízkých teplotách, při kterých by za jiných okolností byl jejich vývoj výrazně pomalejší či zcela zastaven (O'Flynn 1983). Velké kadavery mohou také hostit více různých gild a přitahovat více predátorů, kteří dále snižují stavy nekrofágů (Matuszewski et al. 2014). Někteří nekrofágové jsou atrahováni pouze většími kadavery, typicky například druh *Necrodes littoralis* (Coleoptera: Silphidae).

Taxonomická příslušnost a typ kadaverů má také vliv na složení nekrobiontního společenstva. Tělní pokryv (např. šupiny ryb a plazů, silná kůže velkých savců) může být překážkou pro penetraci nekrofágních dvoukřídlých do těla kadaveru, zároveň také může působit jako izolace proti úniku vody ze tkání. Oproti tomu pokožka obojživelníků je velmi tenká a celý kadaver tak rychle vysychá. Velcí býložraví savci díky velkému množství rostlinného materiálu a tráveniny v trávicím traktu přitahují velká množství koprofágních brouků (Villet 2011; Pushkin 2015).

2.2 Rozklad kadaveru

Průběh rozkladu kadaveru je popisován již v pracích z konce 19. století (Lefebvre a Gaudry 2009). Větší pozornosti se mu však dostalo v druhé polovině 20. století s rozvojem forenzní entomologie. Payne (1965) popsal systém 6 po sobě jdoucích stadií

rozkladu kadaveru, který je dodnes používán jako výchozí, a další systémy jsou víceméně jeho modifikacemi. Modifikace obvykle souvisí s velikostí a taxonomickou příslušností kadaveru, kterou daní autoři použili při svých studiích. Někteří autoři uvádí 4 či 5 fází (Reed 1958; Hewadikaram a Goff 1991; Anderson a Vanlaerhoven 1996), ale například Conarby (1974) není schopen identifikovat žádné distiktní fáze rozkladu. Jednotlivá stadia dekompozice a jejich průběh úzce souvisí s velikostí a typem kadaveru, jeho tělním pokryvem, teplotním a vlhkostním režimem okolního prostředí, substrátem, na němž se kadaver nachází. Podstatnou roli hraje také přítomnost nekrofágů a složení lokální nekrofágní fauny (Payne 1965; Kočárek 2003; Carter et al. 2007). Následující popis průběhu rozkladu kadaveru je založen na schématu, který navrhl Payne (1965).

Rozklad malých kadaverů za přítomnosti členovců probíhá velmi rychle a často není možné dostatečně rozdělit jednotlivé fáze rozkladu (Payne 1965; Cornaby 1974). V případě malých kadaverů se obvykle používá spíše rozdělení fází dle Reeda (Reed 1958) na pouze čtyři fáze – čerstvý, nafouklý, rozklad a zbytky (fresh, bloated, decay a remains). Často dochází k rychlému vysychání malých kadaverů (Cornaby 1974), tyto kadavery jsou pro mnohé kolonizátory dále nevhodné.

V okamžiku smrti živočicha dochází k zástavě životních funkcí, zejména dýchání a krevního oběhu. To vede k vyčerpání kyslíku ve tkáních, rozvratu homeostáze organismu a autolýze tkání. V tomto stadiu ještě nedochází k viditelným změnám na kadaveru ani k rozvoji typického zápachu a v tomto stadiu je kadaver označován jako **čerstvý (fresh)**. Již v tomto stadiu jsou však nekrofágové schopni kadaver nalézt a začít s jeho kolonizací, kupříkladu Calliphoridae mohou začít klást vajíčka na kadaver v řádu minut (Payne 1965).

Již velmi krátce po smrti živočicha začínají tkáně podléhat rozkladu. Z rozkládajících se tkání se začínají uvolňovat organické látky, podle kterých je mohou nekrofágové nalézt, v řádu hodin či dokonce minut (Payne 1965; Kalinová et al. 2009). Jsou to především produkty aerobního rozkladu povrchových tkání (Woodard 2006). Tyto těkavé látky, označované jako VOCs (volatile organic compounds), jsou malé organické molekuly, obvykle obsahující síru (S-VOCs). Typicky se jedná o methylsulfidy, případně dusíkaté produkty jako putrescin či kadaverin. Ve větších koncentracích jsou produkty

rozkladných procesů často toxické, stejně jako některé další produkty mikroorganismů (Rozen et al. 2008). Při rozkladu cukrů, tuků a proteinů dochází k uvolňování plynů (metan, amoniak, sirovodík), které vede k nafouknutí mrvého těla (Carter et al. 2007). Toto stadium je označováno jako **nafouknuté (bloated)**, je charakteristické také postupným rozvojem hnilobného zápachu. V této fázi je kadaver již silně atraktivní pro nekrofágy a pokud tito mají ke kadaveru přístup, začínají ho masivně kolonizovat.

Následuje fáze **aktivního rozkladu (active decay)**, při které dochází k rozkladu měkkých tkání kadaveru působením mikroorganismů a nekrofágního hmyzu. V této fázi probíhá nejrychlejší rozklad a ubývání hmoty kadaveru, vzniku tekutých produktů rozkladu, které prosakují do substrátu, a také nejsilnějšího rozkladného zápachu. Je to také fáze, ve které jsou nejvíce aktivní larvy dvoukřídlých. Působením mikroorganismů a larev dvoukřídlých dochází k největšímu vývinu zbytkového tepla. Tato fáze také nejvíce láká nekrobiontní predátory (Campobasso et al. 2001). Larvy dvoukřídlých způsobují penetraci kůže kadaveru a tím zpřístupňují měkké tkáně dalším nekrofágům. Otevřením tělních dutin je umožněn další intenzivní aerobní rozklad kadaveru díky zvýšenému přístupu kyslíku. Výtoky z rozkládajícího se kadaveru způsobují úhyn vegetace v bezprostředním okolí kadaveru a dále prosakují do podloží i do hloubky několika desítek centimetrů, v závislosti na propustnosti substrátu (Payne 1965). Díky těmto výtokům mohou do substrátu pronikat někteří bezobratlí, např. Calliphoridae (Diptera), Histeridae, Ptiliidae a Histeridae (Coleoptera) (Carter 2007).

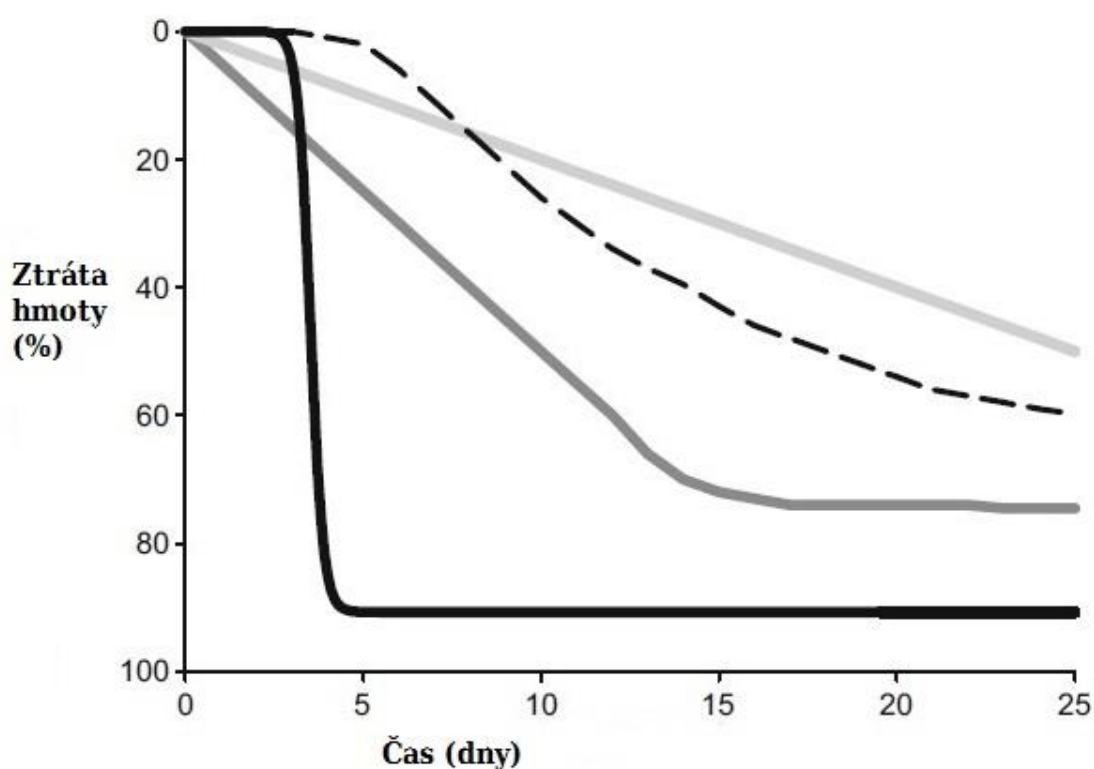
Fáze **pokročilého rozkladu (advanced decay)** je obvykle charakterizována migrací larev dvoukřídlých z kadaveru na místo kuklení, pozvolnějším úbytkem zbylé hmoty kadaveru a slábnutím rozkladného zápachu. V této fázi také začínají kadaver opouštět nekrofilní predátoři, kteří loví larvy dvoukřídlých (zejm. Histeridae). Pokud to podmínky umožňují, dochází také k pozvolnému úbytku vlhkosti a zasychání některých částí kadaveru (Payne 1965).

Pokročilý rozklad postupně přechází ve fázi **suchých zbytků (dry/remains stage)**, ve které je většina měkkých tkání rozložena či zkonsumována, zbývají pouze kosti, chrupavky, kůže a její deriváty (srst, peří, šupiny). Hnilobný zápach téměř úplně mizí. Typickými obyvateli a konzumenty suchých a vysychajících kadaverů jsou Dermestidae, nekrofágové dřívějších fází zpravidla již nejsou přítomni, případně dochází k jejich kuklení. Substrát v okolí kadaveru začínají opět osidlovat rostliny a saprofágní

bezobratlí, kteří ve fázích aktivního rozkladu okolí kadaveru opouští, rovněž dochází k vytváření plodnic některých hub (Carter et al. 2007; Payne 1965; Sagara 1995).

V případě, že je přístupu nekrofágů zabráněno, je rozklad kadaveru značně zpomalen. Hmota kadaveru, která není konzumována hmyzem, podléhá pouze bakteriálnímu rozkladu. Kadaver se tedy vlivem uvolňování plynů nafukuje a posléze opět splaskává, jak se plyny uvolňují z tělních dutin. Protože obvykle nedochází k penetraci tělní stěny, není ani umožněn rychlý aerobní rozklad tkání. Následuje tedy vyšoušení kadaveru, až do stadia mumifikace, a jeho postupný, pomalý rozpad (Kočárek 2003; Payne 1965).

Celkový průběh rozkladu kadaveru se podobá rozkladu jiných organických substrátů, jako je rostlinný materiál či trus (Obrázek 1). Na těchto substrátech také probíhá heterotrofní sukcese, tedy vývoj stanoviště, jehož potravní (Hanski a Koskela 1977; Hanski 1987; Finn 2001; Weslien et al. 2011; Yamashita a Hijii 2007).



Obrázek 1: Průběh rozkladu různých organických materiálů (dle Carter et al. 2007). Plná černá čára – kadaver volně na povrchu substrátu, přerušovaná čára – pohřbený kadaver, světlá šedá plná čára – rostlinný materiál, tmavě šedá čára – trus.

2.3 Nekrofágové a nekrobionti

Na kadaverech je možno nalézt široké spektrum živočichů, někteří využívají kadaver jako přímý potravní zdroj k okamžitému nasycení, jiné jako zdroj potravy pro larvy a další jako loviště či zdroj vody. Kadaver je zvláštním ekosystémem s vlastní specifickou sukcesí a více či méně specializovanými druhy organismů, které jej navštěvují. Tyto organismy mohou být rozděleny do potravních či ekologických gild. Tyto gildy jsou 1) nekrofágové, kteří se živí přímo hmotou kadaveru a bakteriemi; 2) predátoři a parazitoidi, kteří využívají kadaver jako zdroj kořisti; 3) omnivoři, kteří jsou schopni požírat jak hmotu kadaveru tak ostatní bezobratlé; a 4) náhodní návštěvníci kadaverů, kteří jsou na kadaverech nacházeni skutečně náhodně, případně se k nim stahují z důvodu vlhkosti, možnosti úkrytu a podobně (Payne 1965; Reed 1958; Bornemissza 1957; Voss et al. 2009; Bonacci et al. 2011).

2.3.1 Omnivoři

Důležitými návštěvníky kadaverů jsou sociální blanokřídlí. Zejména mravenci a sršňovití (Hymenoptera: Formicidae a Vespidae) mohou zásadně ovlivňovat nekrofágní společenstvo a jeho sukcesi. Obě skupiny jsou často predátoři nebo scavengeri, kteří využívají širokou škálu zdrojů živočišné potravy. Sršňovití mohou naletovat na mrtvá těla živočichů již velmi krátce po smrti živočichů, zároveň s prvními nekrofágními dvoukřídlými (Payne 1965). Mohou se živit přímo kadaverem a odnášet z něj drobné části do hnízd (Wilson et al. 2009) nebo lovit imaga dvoukřídlých (Payne 1965). Mravenci pak jsou schopni požírat vajíčka dvoukřídlých, jejich larvy i dospělé či velmi efektivně zkonzumovat velké části kadaveru (Andrade-Silva et al. 2015; Archanjo de Sales et al. 2016; Archer a Elgar 2003), jsou tedy typickým příkladem omnivorů. Zejména v teplých tropických oblastech mohou být dominantní složkou entomofauny, která odklízí kadavery. Mohou také pokrývat povrch kadaverů částčkami substrátu, což pravděpodobně ztěžuje dvoukřídlým kolonizaci kadaveru (Cornaby 1974).

Mezi omnivory je možno také zařadit imaga hrobaříků (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*). Dospělí hrobaříci jsou schopni živit se jak hmotou kadaveru, tak lovem larev dvoukřídlých (Sikes 2008; Scott 1998). Jejich larvy jsou však obligátně nekrofágní a vyžadují péči dospělců, rozmnožování hrobaříků je podrobněji popsáno dále, v kapitole 2.3.4 Obligátní nekrofágové.

2.3.2 Náhodní konzumenti kadaverů a oportunní nekrofágové

Kadaver může být využit některými živočichy, kteří jinak mrtvá těla nekonzumují, jako zdroj vody, zejména v suchých oblastech nebo obdobích. Kadavery mohou sloužit také jako zdroj minerálních látek. Jsou popisována častá pozorování imag motýlů (Lepidoptera: Nymphalidae, Lycaenidae, Papilionidae), která sají tekutiny, vytékající z rozkládajících se kadaverů (Payne a King 1969; Gu et al. 2014). Stejně tak mohou na kadaverech sít někteří blanokřídlí, například čmeláci či pískorypky (Hymenoptera: Apocrita: *Bombus*, *Andrena*), pestřenky (Diptera: Syrphidae) a ovádi (Diptera: Tabanidae) (Gu et al. 2014). Tato skupina má však nemá prakticky žádný významný dopad na další průběh sukcese nekrobiontního společenstva.

Jak již bylo zmíněno, kadavery mohou sloužit jako potrava predátorům a omnivorům. Tito živočichové bývají označováni jako „scavengers“, tedy živočichové, kteří hledají zbytky. Mezi masožravými obratlovci je mrchožroutství velmi časté a pokud je kadaver dostatečně čerstvý, jen málokterý predátor jím pohrdne. Naproti tomu jsou mezi obratlovci vzácní obligátní nekrofágové (Carter et al. 2007; DeVault et al. 2003). Ochota predátorů konzumovat mrtvou potravu se odvíjí od jejich sociálního statutu, kondice, věku a další potravní nabídky. Běžně spotřebují fakultativní mrchožravci mezi 35% a 75 % dostupných kadaverů, avšak například v zimním období v tundře mohou lišky zkonzumovat téměř 100 % malých kadaverů, především drobných hlodavců (DeVault et al. 2003). Typickými fakultativně nekrofágními obratlovci jsou šelmy jako hyeny, medvědi, psovitě šelmy a kočky, dále prasata a z ptáků například orli, rackové a krkavcovití. Mrtvou potravu mohou přijímat také lasicovité šelmy včetně vyder, dále hroši, sovy, volavky, šplhavci a hadi (DeVault, 2003). Podíl mrtvých živočichů v potravě predátorů je však velmi těžké přesněji určit, neboť čerstvé kadavery se od čerstvě ulovené kořisti prakticky neliší.

2.3.3 Predátoři a parazitoidi

Jelikož kadaver je bohatý a atraktivní zdroj potravy a v jeho blízkosti se díky tomu shromažďují větší množství bezobratlých, mohou jej navštěvovat predátoři, kteří obvykle loví potravu v jiných prostředích. Jedná se například o slíďákovité a běžníkovité pavouky (Araneae: Lycosidae, Thomisidae), kteří zde loví imaga dvoukřídlého hmyzu (Cornaby

1974). Svou kořist mohou v blízkosti kadaveru nacházet také vosy a sršně (Hymenoptera: Vespidae) či kutilky (Hymenoptera: Sphecidae), zejména pokud je jiné kořisti nedostatek. V takových případech mohou na kadaverech lovit také hmyzožraví ptáci, přestože tak obvykle nečiní (Gu et al. 2014).

Některé skupiny predátorů jsou specilizované na lov obligátních nekrofágů, případně využívají agregace kořisti na kadaverech. Typickými nekrofilními predátory jsou mršníkovití a drabčíkovití (Coleoptera: Histeridae a Staphylinidae). Tito brouci se živí především nekrofágními dvoukřídlymi (Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae a Muscidae), a to jak dospělými, tak především larvami (Matuszewski et al. 2008; Byrd a Castner 2009; Pushkin 2015). Larvální i dospělá stadia jsou obvykle dravá, larvy některých rodů drabčíkovitých mohou být ale také parazitoidy larev a kukel jiného hmyzu, především dvoukřídých. Jedná se například o rod *Aleochara* (Peschke 1987). Typickými nekrofilními predátory jsou z čeledi Staphylinidae například *Creophilus maxilosus*, rody *Philonthus*, *Ontholestes* a *Aleochara*, z čeledi Histeridae pak rody *Hister*, *Margarinotus* a *Saprinus* (Peschke 1987; Matuszewski 2008; Byrd et al. 2009; Puschkin 2014). Populace nekrofágního hmyzu mohou také přitahovat jejich parazity a parazitoidy, kterými jsou například blanokřídli z čeledi Braconidae a Diapriidae (Matuszewski 2008). Jsou-li populace predátorů na kadaveru početné, mohou velmi účinně redukovat počty nekrofágů, zejména larev dvoukřídých (Nuorteva 1970).

2.3.4 Obligátní nekrofágové

Na mrtvá těla a jejich pozůstatky jsou svým rozmnožováním vázány některé skupiny hmyzu, které se také ve velké míře podílí na urychlení rozkladu celých kadaverů či jejich částí. Nejvýznamnějšími skupinami jsou nekrofágní čeledi brouků a dvoukřídých. Mezi brouky jsou to především někteří mrchožroutovití (Silphidae: Silphinae) a kožojedovití (Dermestidae), nekrofágní dvoukřídle tvoří především bzučivkovití (Calliphoridae), masařkovití (Sarcophagidae) a mouchovití (Muscidae). Někteří zástupci těchto nekrofágních skupin mohou být příležitostně draví (Faria et al. 2004; Rotheray a Wilkinson 2015), primárně však nemohou dokončit vývoj bez konzumace kadaveru, proto jsou řazeni mezi nekrofágy.

Silphidae

Mrchožroutovití jsou čeledí brouků, která je nejsilněji zastoupená ve východním Palearktu, čítá 183 druhů ve 13 rodech a 2 podčeledech (Silphinae a Nicrophorinae) (Sikes 2005). V České republice se vyskytuje 14 druhů mrchožroutů (Silphinae) a 9 druhů hrobaříků (Nicrophorinae). Jedná se vesměs o brouky střední velikosti, kteří jsou většinou vázaní na kadavery, kde se živí přímo hmotou mrtvého těla či zde loví hmyz, především larvy dvoukřídlých. Výjimkami jsou predátoři jako *Phosphuga atrata* či *Dendroxena quadrimaculata* (Růžička 2005). Jednotlivé druhy této čeledi mají různé ekologické nároky, obývají biotopy od vlhkých listnatých lesů, přes jehličnaté lesy a člověkem vytvářené biotopy (např. pole) až po suché stepi.

Hrobaříci (podčeď Nicrophorinae, rod *Nicrophorus*) jsou známi svou unikátní biparentální péčí o potomstvo. Tito brouci jsou silně vázaní svým rozmnožováním na kadavery drobných obratlovců do cca 300 gramů (Sikes 2008). Dospělci obvykle o vhodný kadaver bojují, vítězný pár jej pak usurpuje a připravuje pro výživu larev. Příprava kadaveru spočívá v odstanění tělního pokryvu, přemístování kadaveru na vhodné místo, zahrabání do substrátu a zformování do kompaktního útvaru, tzv. potravní koule (Milne a Milne 1976; Ratcliffe 1996). Během této procedury mohou být velmi účinně odstraněna vajíčka a další vývojová stadia konkurenčních bezobratlých (zejm. dvoukřídlých). Hloubka pohřbení kadaveru do substrátu je obvykle několik centimetrů, v případě velkých druhů jako *N. germanicus* však může být i 60 cm (Šustek 1981). Povrch vznikající potravní koule dospělci pokrývají antimikrobiálními sekrety, které brání jejímu rozkladu a které mohou mít také význam pro pohyb čerstvě vylíhlých larev (Eggert et al. 1998). Kolem potravní koule dospělci budují komůrku, do jejíž stěny samice klade vajíčka. Čerstvě vylíhlé larvy dospělci krmí regurgitovanou potravou, čím jsou larvy starší, tím více se krmí na potravní kouli samostatně. Na konci larválního vývoje rodiče larvy opouští, larvy pak zalézají do okolního substrátu, kde se kuklí. Po vylíhnutí jsou dospělé samičky ještě cca 20 dní pohlavně nezralé (Scott et al. 2001), během této doby nehledají jen kadavery vhodné k rozmnožování, ale jakékoliv kadavery, na kterých hledají potravu - jak tkáň kadaveru, tak především larvy dvoukřídlých.

Zástupci podčeledi Silphinae navštěvují spíše větší kadavery (Sikes 2008). Dospělci i larvy jsou nekrofágní. Rodičovskou péčí postrádají, jejich larvy jsou samostatné. Jelikož se larvy od počátku živí samy, mohou obývat i velké kadavery, někdy

i ve velkých hustotách (Matuszewski et al. 2010). Typicky nekrofágními jsou rody *Thanatophilus*, *Oiceoptoma* a *Necrodes*, rod *Silpha* je spíše omnivorní (Šustek, 1981), někteří autoři také označují některé zástupce rodu *Silpha* za dravé (Aleksandrowicz a Komosinski 2005; Ikeda et al. 2006)).

Dermestidae a Trogidae

Kožojedovití (Dermestidae) a hlodáčovití (Trogidae) jsou specializovaní na konzumaci suchých živočišných materiálů, dospělci i larvy se mohou živit kůží a vysušenými tkáněmi mrtvých živočichů. Podílí se na rozkladu suchých kůže a jejích rohovitých derivátů a také mumifikovaných kadaverů. (Kočárek 2003; Byrd a Castner 2009)

Calliphoridae

Bzučivkovití jsou obvykle jednou z dominantních skupin, které kadaver osidlují velmi časně po jeho objevení (Payne 1965). Jejich larvy se často ve velkých masách živí na kadaverech a jsou značnou měrou zodpovědné za úbytek hmoty kadaveru (Kočárek 2003; Byrd a Castner 2009). Mají tedy významný dopad na další sukcesi nekrofágního společenstva a díky tomu jsou také důležité z pohledu forenzní entomologie (Byrd a Castner 2009). Larvy mají redukované ústní ústrojí a vypouštějí do kadaveru trávicí šťávy, které jeho hmotu částečně lyzují a ztekucují (Dowding 1967; Tarone a Foran 2006). To může společně s činností bakterií a pohybem larev způsobovat značné zvýšení teploty kadaveru (Anderson a Vanlaerhoven 1996; Richards a Goff 1997). Produkce tepla a společná konverze hmoty kadaveru je důležitá při kolonizaci kadaveru a často vede k jeho monopolizaci (Ireland a Turner 2006). Počátek kolonizace kadaveru ovlivňuje přístupnost kadaveru, teplota a vlhkost. Calliphoridae aktivují nejvíce přes den při teplotách mezi 12°C a 30°C (Campobasso 2001). Omezuje je také pohřbení kadaveru více než 10 cm pod povrch (Gunn a Bird 2011). Nejběžnějšími rody jsou *Calliphora*, *Lucilia*, *Cochliomyia* a *Phaenicia* (Byrd a Castner 2009). Calliphoridae jsou typickými r-stratégii s velmi rychlou kolonizací potravního zdroje, vysokou plodností a rychlým vývojem (Peschke 1987).

Sarcophagidae a Muscidae

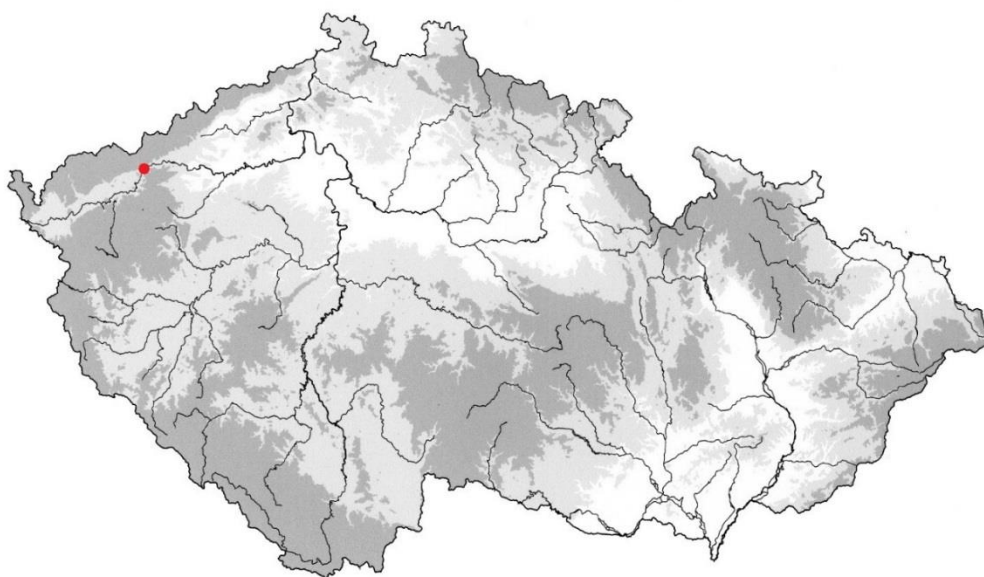
Masařkovití a mouchovití jsou dalšími významnými čeleděmi nekrofágů. Nejedná se však o čeledi výlučně nekrofágní, nacházíme řadu druhů koprofágních, parazitických či dravých (Skidmore 1985). Sarcophagidae jsou však obvykle larviparní a na kadavery kladou přímo larvy prvního instaru (Niederegger et al. 2010). Oproti čeledi Calliphoridae mají nižší počet larev, které však mohou ihned začít konzumovat kadaver. Larviparie ve spojení s mobilitou dospělců jim také umožňuje rychle kolonizovat větší počet zdrojů potravy (Hanski 1987). Obvykle také preferují spíše menší kadavery, které nejsou zcela obsazeny larvami Calliphoridae (Braack 1986). Muscidae využívají kadavery pravděpodobně spíše fakultativně, pokud nejsou obsazeny čeledí Calliphoridae. Jsou také úspěšnější při kolonizaci pohřbených kadaverů, jsou schopni proniknout substrátem až do hloubky 40 cm (Gunn a Bird 2011; Villet 2011).

Sepsidae, Piophilidae, Phoridae a Sphaeroceridae

Tyto čtyři čeledi jsou drobní dvoukřídlí do cca 5 mm, jejichž larvy se vyvíjí v různém rozkládajícím se materiálu, jako jsou rostlinné zbytky, plodnice hub, exkrementy a kadavery (Byrd a Castner 2009). V rozkladu hmoty kadaveru nehrají hlavní úlohu, jsou spíše minoritní skupinou, vyplňující niky, které zbývají po hlavních nekrofágních dvoukřídlých. Často se živí tkáněmi v pokročilejším stadiu rozkladu, produkty anaerobního rozkladu nebo exkrementy a střevním obsahem kadaverů (Lefebvre a Gaudry 2009). Hrbilkovití (Phoridae) se často vyskytují na kadaverech, které nejsou přístupné ostatním dvoukřídlým, zejména na pohřbených kadaverech (Pastula a Merritt 2013). Sýrohloďkovití (Piophilidae) osidlují spíše suché substráty bohaté na proteiny (Lefebvre a Gaudry 2009).

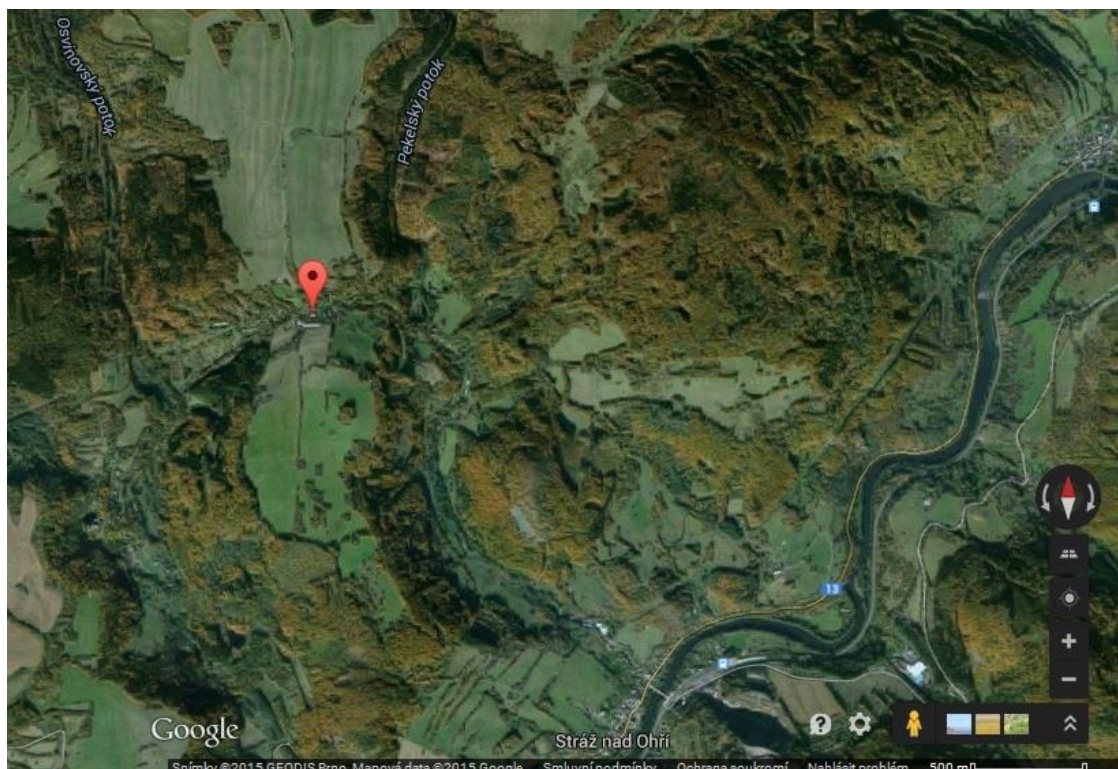
3. Metodika

Terénní výzkum probíhal v lokalitě Osvinov, v blízkosti obce Stráž nad Ohří, v České Republice (50°21'19" N, 13°1'59" E). Umístění na mapě ČR ukazuje Obrázek 2. Pokusné plochy jsou tvořeny lučními biotopy na pomezí Krušných a Doupovských hor v nadmořské výšce 550 – 650 m n. m.



Obrázek 2: Umístění lokality Osvinov na mapě ČR

Tyto plochy byly vybrány pro svůj víceméně homogenní vegetační pokryv na poměrně velké jednolité ploše, logistické zázemí a v neposlední řadě také souhlas majitele pokusných ploch (Dostihové centrum Osvinov). Pokusné louky jsou využívány jako zdroj krmiva pro místní dostihové centrum, jsou obklopeny listnatými i jehličnatými lesy a pastvinami. Díky spolupráci s majiteli byl také znám management luk a výzkum tak mohl být prováděn bez narušení jeho průběhu např. kosením a sklizní sena. Při těchto činnostech jsou pravidelně zabity větší počty živočichů a docházelo by k silnému ovlivnění prováděných pokusů. Letecký snímek lokality ukazuje Obrázek 3.



Obrázek 3: Letecký snímek lokality Osvinov. Pokusné plochy se nacházejí severně a jižně od značky.

Výzkum proběhl v roce 2014 ve třech termínech: jarní (17. 5. 2014 – 31. 5. 2014), letní (9. 8. 2014 – 23. 8. 2014) a podzimní (23. 9. 2014 – 7. 10. 2014). V každém termínu byly použity tři typy kadaverů – myš (cca 20 g), malý potkan (cca 100 g) a velký potkan (cca 400 - 500 g). Myši i potkany dodala živé firma Martin Kober, cca hodinu před pokládáním pastí byli hlodavci usmrceni dislokací páteře. Usmrcení prováděla Ing. Hana Šípková Ph.D., která je k usmrcování pokusných zvířat oprávněna dle Předpisu č. 419/2012 Sb., Vyhlášky o ochraně pokusných zvířat.

K zachycení různých druhů a zaznamenání jejich výměny během sukcese byly kadavery sbírány v 5 různých sukcesních bodech (1, 2, 3, 5 a 8 dní po expozici). V každém termínu (jaro, léto, podzim) byly všechny kombinace velikostí kadaveru a sukcesních bodů čtyřikrát replikovány. Schéma experimentálního designu v rámci jednoho termínu shrnuje Tabulka 1.

Kadavery byly pokládány do pastí s rozstupem 25 m. Každá past sestávala (Obrázek 4) z plastové nádoby o rozměrech 14 x 19 x 5 cm (1000 ml), která byla naplněna po okraj zeminou a zapuštěna do půdy zároveň s okolním terénem. Do nádoby na povrch

zeminy byl umístěn kadaver a celá past byla překryta plastovým košíkem s bočními otvory 1,5 x 3 cm. Košík byl ukotven čtyřmi hřebíky o délce 15 cm a sloužil zároveň jako kryt proti dešti i obratlovcům (kuny, lišky, ptáci, ...). Tento typ pasti není standardní padací zemní pastí, ale umožňuje bezobratlým opustit kadaver. Nedochází tak ke kumulaci živočichů, kteří na kadaver nejsou vůbec vázáni, navštěvují jej pouze krátce nebo v určité fázi rozkladu kadaver opouští. Toto uspořádání tedy umožňuje zachytit „snímek“ biocenózy kadaveru v určitém konkrétním okamžiku.

Den	Myš				Potkan malý				Potkan velký			
1	Položit				Položit				Položit			
2	M1-1	Položit			PM1-1	Položit			PV1-1	Položit		
3	M1-2	M2-1	Položit		PM1-2	PM2-1	Položit		PV1-2	PV2-1	Položit	
4	M1-3	M2-2	M3-1	Položit	PM1-3	PM2-2	PM3-1	Položit	PV1-3	PV2-2	PV3-1	Položit
5		M2-3	M3-2	M4-1		PM2-3	PM3-2	PM4-1		PV2-3	PV3-2	PV4-1
6	M1-4		M3-3	M4-2	PM1-4		PM3-3	PM4-2	PV1-4		PV3-3	PV4-2
7		M2-4		M4-3		PM2-4		PM4-3		PV2-4		PV4-3
8			M3-4				PM3-4				PV3-4	
9	M1-5			M4-4	PM1-5			PM4-4	PV1-5			PV4-4
10		M2-5				PM2-5				PV2-5		
11			M3-5				PM3-5				PV3-5	
12				M4-5				PM4-5				PV4-5

Tabulka 1: Schéma experimentálního designu a kódového označení jednotlivých pastí. Typy kadaverů jsou označeny písmeny (M – myš, PM – potkan malý, PV – potkan velký). První číslice odpovídají jednotlivým replikacím (1 – X, 2 – X, 3 – X, 4 – X), druhé číslice jednotlivým sukcesním bodům (X -1, X - 2, ...).



Obrázek 4: Schéma průchozí zemní pasti (nákres Šárka Mikátová)

Při sběru kadaverů byla vyjmuta nádoba se zeminou a tato byla i s kadaverem umístěna do plastového zip-sáčku, který byl opatřen kódovým označením konkrétní pasti. Při sběru byli také individuálně odchyceni členovci, kteří opouštěli kadaver při manipulaci s krycím košíkem a nádobou s kadaverem. Kadavery i substrát byly poté individuálně obrány od přítomných členovců. Substrát byl následně proplaven vodou a přefiltrován na sítu s monofilovou tkaninou. Z kadaverů byli odchyceni přítomní členovci a kadavery byly také podrobeny pitvě kvůli odchycení členovců, přítomných v jejich nitru. Všichni odchycení členovci byli usmrceni fixačním činidlem – v případě larev dvoukřídlých a larev mrchožroutovitých se jednalo o Pampelův roztok (Švácha a Danielský, 1986), ostatní členovci byli fixováni 70% lihem. Fixovaný materiál byl determinován pomocí binokulárního mikroskopu Leica EZ4 s okulárovým zvětšením 20x a objektivovým zvětšením 0,8x – 3,5x, literatury (Šustek 1981; Růžička 1994; Szpila 2009; Thyssen 2009; Velasquez et al. 2010) a konzultací se školitelem a opět uložen pro případné další využití do 70% lihu.

Živočichy, kteří navštěvují kadavery, je možno rozdělit do několika ekologických skupin (gild), zejména podle jejich způsobu výživy. Nekrofágové konzumují přímo hmotu samotného kadaveru a jsou tak zodpovědní největší měrou na úbytku hmoty

kadaveru. Nejdůležitější roli v tomto případě hrají larvy nekrofágních dvoukřídlých (Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae a Muscidae), z brouků pak mrchrožrouti (Coleoptera: Silphidae: *Silpha*, *Thanatophilus*), kožojedovití (Coleoptera: Dermestidae) a larvy hrobaříků (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*).

Druhou skupinou jsou predátoři, kteří se živí nekrofágy a dalšími bezobratlými, kteří se na kadaveru vyskytují. Jsou to drabčíkovití (Coleoptera: Staphylinidae), mršníkovití (Coleoptera: Histeridae) a pavouci (Chelicerata: Araneae). Drabčíkovití byli primárně rozděleni na základě velikosti, imaga o velikosti kolem 2 - 3 mm byli klasifikováni souhrnně jako Staphylinidae – malí. Tato sběrná skupina byla vyloučena z dalších analýz, neboť se běžně vyskytují v půdě a byli označeni jako náhodně nalezení.

Třetí skupinu tvoří omnivoři, kteří konzumují jak hmotu kadaveru, tak ostatní bezobratlé. Tuto gildu tvoří mravenci (Hymenoptera: Formicidae) a hrobaříci (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*).

V blízkosti kadaveru je možno nalézt také živočichy, kteří nemají s kadaverem přímou souvislost. Tito živočichové zde využívají možnosti úkrytu, kadaver jim slouží jako zdroj vody, případně se jedná o půdní živočichy či v okolí běžně se vyskytující faunu. Vzhledem k tomu, že tito živočichové nemají žádný nebo mají jen minimální vliv na nekrobionty, nejsou dále předmětem dalších výzkumů a analýz. Do analýz také nebyli zahrnuti paraziti a parazitoidi kvůli jejich velmi malé početnosti v získaných vzorcích. Dále také nebyli započítáni roztoči, neboť se jedná především o foretické roztoče (např. rodu *Poecilochirus*), kteří se drží na tělech hrobaříků a chrobáků. Hrobaříci byli až na výjimky použiti pro další pokusy, nebyli tedy usmrcováni ani z nich nebyli obírání tito roztoči. Výjimkami jsou exempláře, které slouží jako dokladový materiál. Z analýz byly také vyloučeny taxony, které se vyskytovaly pouze v jediném vzorku (singletony).

Ekologické skupiny odchycených živočichů byly stanoveny tři: nekrofágové (Diptera: Calliphoridae, Sarcophagidae a Muscidae, Coleoptera: Dermestidae a Silphidae: Silphinae), omnivoři (Hymenoptera: Formicidae a Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*) a predátoři (Coleoptera: Carabidae, Cantharidae, Histeridae, Staphylinidae a Silphidae: *Silpha*, Chelicerata: Araneae). Ostatní členovci byli z analýz vyřazeni vzhledem k jejich předpokládanému minimálnímu vlivu na nekrobiontní společenstvo. Vyřazeni byli také členovci, jejichž počty byly příliš nízké (singletony).

Byly zaznamenány také stavy kadaverů při sběru, tedy jestli byla past s kadaverem

nepoškozená a kadaver ležel na povrchu substrátu (normální), byla-li past zničená (zničená), či kadaver byl pohřbený hrobařiky v nádobě se substrátem nebo v substrátu pod ní (zahrabaná).

Statistické zpracování dat

Trendy abundancí živočichů, přítomných na kadeverech různých velikostí, byly testovány pomocí zobecněných lineárních modelů se smíšenými efekty (generalized mixed effects model, GLMM) s poissonovskou distribucí nevysvětlené variability. Použita byla funkce `glmer` v balíčku `lme4` v programu R 2.15.2 ® (Maechler a Bolker 2011). Velikost kadaveru byla zvolena jako vysvětlující proměnná. Replikace, sukcesní čas (stáří kadaveru) a roční období (jaro, léto, podzim) byly použity jako faktory s náhodným efektem. Pro zjištění rozdílů mezi velikostmi byly provedeny post-hoc testy pomocí funkce `glht` v balíčku `multcomp` (Hothorn et al. 2008).

Jelikož nebylo možné určit všechny zachycené jedince do úrovně druhu, byl testován pouze trend druhové bohatosti brouků a to pomocí stejných testů jako trendy abundancí.

Trendy density nekrobiontního společenstva mezi velikostmi kadaveru (počet jedinců na jednotku hmotnosti kadaveru) byly opět testovány v programu R 2.15.2 ® (Team 2012). Jelikož nebylo možné použít Gamma distribuci v rámci GLMM (kvůli častému výskytu nul v datech), a data nesplňovala podmínky pro použití základních parametrických testů (normalita dat, homogenita variancí), byly trendy density testovány pomocí neparametrického Kruskal-Wallisova testu. Pro zjištění rozdílů density mezi jednotlivými typy kadaveru byly použity neparametrické post-hoc testy pomocí funkce `"kruskalmc"` v balíčku `pgirmess` (Giraudoux 2016).

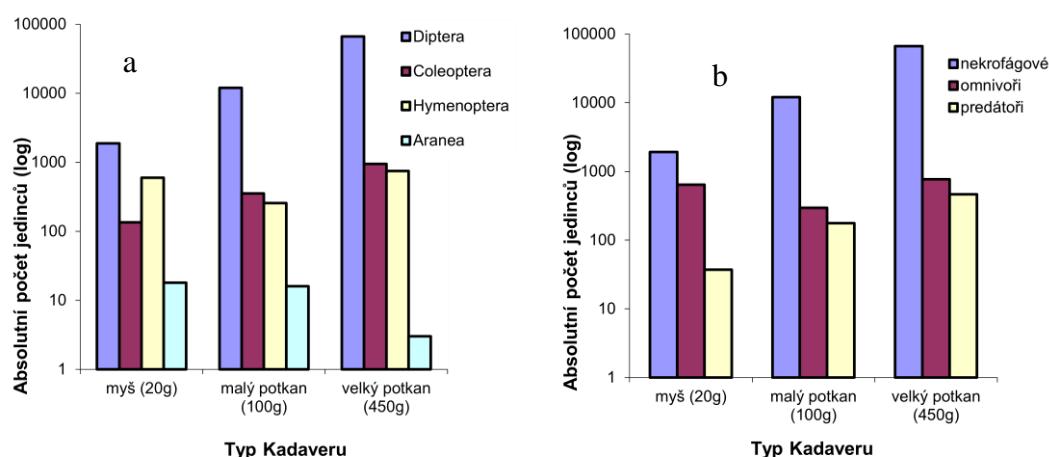
Preference velikostí kadaverů jednotlivými taxony byla testována kanonickou korespondenční analýzou (canonical correspondence analysis, CCA) v programu Canoco for Windows 5 ® (Ter Braak a Šmilauer 2012). CCA je mnohorozměrná analýza používaná pro soubory dat s unimodálním rozdělením podél gradientu (Šmilauer a Lepš 2014). Sukcesní čas, roční období a replikace byly použity jako blokové kovariáty. Jako vysvětlující proměnná byla zvolena velikost kadaveru. Průkaznost vysvětlující proměnné byla určena Monte Carlo permutačním testem s 999 volných permutací. Pro analýzy byly použity druhy živočichů se zastoupením ve více než 2 vzorcích.

4. Výsledky

V průběhu sezony 2014 bylo nastraženo celkem 180 kadaverů třech velikostních kategorií. Z celkového počtu 180 pastí bylo vnějšími vlivy zničeno 14 pastí (6 myší, 6 malých potkanů, 2 velcí potkani). Předěpodobnost zničení pasti není závislé na velikosti použitého kadaveru ($\chi^2 = 2,29$, $p = 0,330$). Hrobaříky byli zahrabáni pouze malí potkani a myši (3 malí potkani, 4 myši), velký potkan nebyl zahrabán žádný. Nicméně vztah mezi velikostí a zahrabáním použitého kadaveru nevyšel signifikantně ($\chi^2 = 3,71$, $p = 0,226$). Bezobratlí nalezení v úplně či částečně zničených pastech nebyli do analýz započítáni.

Na kadaverech bylo celkem odchyceno 83 185 jedinců bezobratlých různé taxonomické příslušnosti a v různých stádiích ontogenetického vývoje. Nejvíce zastoupeny byly tyto 3 řády hmyzu: Diptera (80 112 jedinců, 96,3 % celkového zastoupení), Coleoptera (1433 jedinců, 1,7 % celkového zastoupení) a Hymenoptera (1 603 jedinců, 1,9 % celkového zastoupení).

Celková abundance taxonů na jednotlivých typech kadaveru je znázorněna v grafu níže (Obrázek 5A). Celkem bylo zaznamenáno 102 různých taxonů (Coleoptera 63, Diptera 21, Araneae 6, Hymenoptera 5). Na myších bylo zaznamenáno 45 taxonů (Coleoptera 22, Diptera 11, Araneae 4, Hymenoptera 3), na malých potkanech 60 taxonů (Coleoptera 39, Diptera 9, Araneae 3, Hymenoptera 3) a na velkých potkanech 76 taxonů (Coleoptera 49, Diptera 13, Hymenoptera 5, Araneae 4). Taxony zastoupené pouze v jednom vzorku nebyly do analýz zahrnuty. Kompletní seznam zachycených živočichů, jejich taxonomická příslušnost či zařazení do příslušné morfologické jednotky, ekologická gilda a počty jedinců shrnuje tabulka Příloha 1.



Obrázek 5: A) Absolutní počty jedinců v jednotlivých taxonomických skupinách, B) v jednotlivých potravních gildách na různých velikostech kadaveru Osa y je v logaritmickém měřítku

V rámci řádu Diptera tvoří většinu odchycených jedinců larvy čeledi Calliphoridae (79 330 jedinců, 99,0 %). Řád Coleoptera byl zastoupen především dospělci z těchto tří čeledí: Silphidae (669 jedinců, 46,7 %), Staphylinidae (347 jedinců, 24,2 %) a Histeridae (317 jedinců, 22,1 %). Zástupci řádu Hymenoptera jsou především z čeledi Formicidae (1598 jedinců, 99,7 %).

Ze tří trofických skupin, vyskytujících se na kadaverech, patřila drtivá většina do gildy nekrofágů: 80 717 jedinců, dále 1 669 omnivorů a 675 predátorů. Počty odchycených jedinců hmyzu jednotlivých gild a jejich procentuální zastoupení v rámci dané velikosti kadaveru zachycuje Tabulka 2 a Obrázek 5B. V případě nejmenší velikostní kategorie kadaverů, tedy myší, se výrazně liší poměrné zastoupení potravních gild.

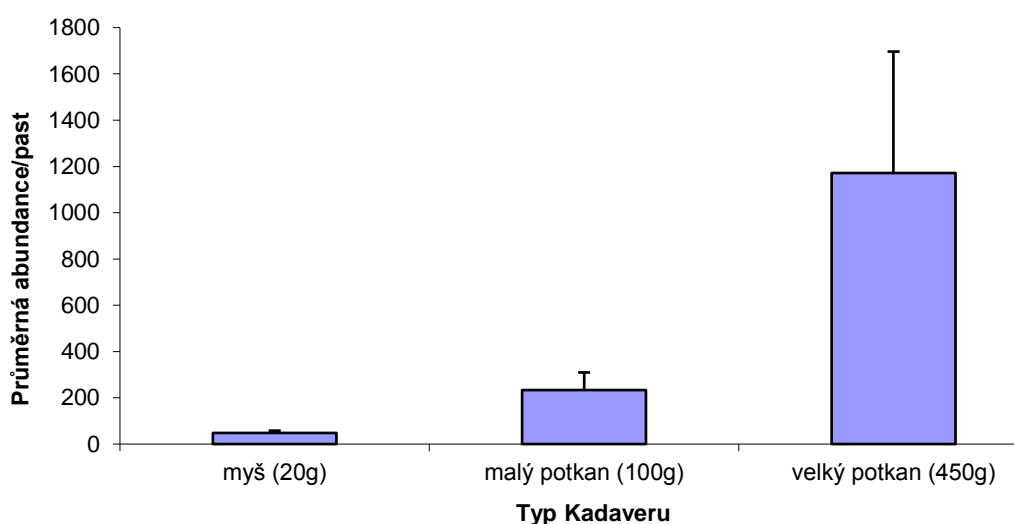
Tabulka 2: Početnosti hmyzu jednotlivých ekologických skupin na různých velikých kadaverech a jejich relativní četnosti na daném typu kadaveru

	Nekrofágové		Predátoři		Omnivoři	
Myš	1922	73,87%	37	1,42%	643	24,71%
Malý potkan	12099	96,53%	176	1,40%	259	2,07%
Velký potkan	66696	98,19%	462	0,68%	767	1,13%

4.1 Vliv velikosti kadaveru na abundanci a druhovou diverzitu společenstva

4.1.1 Vliv velikost kadaveru na abundanci společenstva

Na myších bylo odchyceno celkem 2 602 jedinců hmyzu, na malých potkanech 12 534 jedinců a na velkých potkanech 67 925 jedinců. Na kadaverech myši byly průměrně zaznamenány řádově desítky jedinců, na malých potkanech řádově stovky jedinců a na velkých potkanech tisíce (Obrázek 6).



Obr. 6: Průměrná abundance nekrobiontního hmyzu na přepočítaná na jednotlivou past, úsečka označuje střední chybu průměru.

Průměrná abundance bezobratlých na kadaverech s velikostní kategorií kadaveru roste, největší kadavery hostí nejpočetnější společenstva ($z = 238,4$, $p < 10^{-6}$). Abundance

společenstva bezobratlých, žijících na kadaverech velkých potkanů oproti společenstvu, žijících na kadaverech malých potkanů je významně vyšší ($z = 173,16$, $p < 10^{-6}$). Abundance společenstev, žijících na kadaverech malých potkanů je také vyšší, než abundance společenstev, žijících na kadaverech myší ($z = -68,74$, $p < 10^{-6}$). Nárůst abundance mezi společenstvy kadaverů velkých a malých potkanů je mírně vyšší, než mezi společenstvy kadaverů malých potkanů a myší. Výsledky GLMM zachycuje Tabulka 3.

Tabulka 3: Výsledky GLMM pro celkovou abundanci bezobratlých na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů

Celé společenstvo	Rozdíl	z	p
myš – malý potkan	-1.479	-68.74	$<10^{-6}$
velký potkan – malý potkan	1.722	173.16	$<10^{-6}$
velký potkan - myš	3.202	159.98	$<10^{-6}$

Průměrné abundance **brouků** se se zvětšující se velikostní kategorií kadaveru zvyšují, nejpočetnější společenstva žijí na největších kadaverech ($z = 22,158$, $p < 10^{-6}$). Průměrná abundance společenstva kadaverů velkých potkanů je významně vyšší, než abundance společenstva kadaverů malých potkanů ($z = 13,198$, $p < 10^{-6}$). Průměrná abundance společenstva kadaverů malých potkanů je také významně vyšší, než společenstva kadaverů myší ($z = -9,563$, $p < 10^{-6}$).

Průměrné abundance společenstva **dvoukřídlých** se se zvětšující se velikostní kategorií kadaveru zvyšují, nejpočetnější společenstva žijí na největších kadaverech ($z = 236,71$, $p < 10^{-6}$). Nárůst průměrné abundance mezi jednotlivými velikostními kategoriemi je opět významný, na kadaverech malých potkanů žijí početnější společenstva dvoukřídlých, než na kadaverech myší ($z = -70,58$, $p < 10^{-6}$). Společenstva, žijící na kadaverech velkých potkanů jsou početnější, než společenstva, žijící na kadaverech malých potkanů ($z = 172,91$, $p < 10^{-6}$). Nárůst průměrné abundance společenstev mezi jednotlivými velikostními kategoriemi je přibližně stejný.

Blanokřídli, kteří jsou zastoupení především mravenci, jsou na kadaverech malých potkanů nejméně početní a jejich průměrné abundance jsou vyšší jak na

kadaverech myší ($z = 11,527$, $p < 10^{-5}$), tak na kadaverech velkých potkanů ($z = 14,647$, $p < 10^{-5}$).

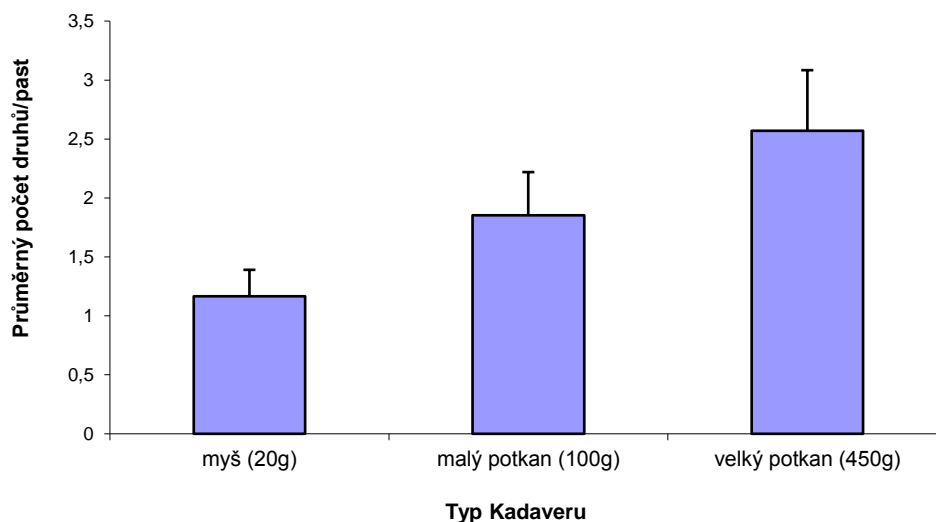
Průměrné abundance **pavouků** na hmotnosti s velikostní kategorií kadaveru nesouvisí ($z = 0,716$, $p = 0,474$).

4.1.2 Vliv velikosti kadaveru na druhovou diverzitu společenstva

Jelikož nebylo možné určit dvoukřídlé do druhů, byla diverzita společenstva testována pouze na úrovni diverzity brouků. Na základě zaznamenaných druhů byl testován vliv velikosti kadaveru na průměrnou druhovou diverzitu společenstva. Celkem bylo zachyceno 44 druhů brouků (Staphylinidae 21, Silphidae 11, Histeridae 5, Leiodidae 3, Geotrupidae 3, Dermestidae 1). Na kadaverech myší bylo zaznamenáno celkem 22 druhů (Staphylinidae 9, Silphidae 7, Histeridae 4, Leiodidae 2), na kadaverech malých potkanů 29 druhů (Staphylinidae 11, Silphidae 8, Histeridae 4, Leiodidae 3, Geotrupidae 3) a na kadaverech velkých potkanů 33 druhů (Staphylinidae 16, Silphidae 8, Histeridae 5, Leiodidae 1, Geotrupidae 2, Dermestidae 1). V souladu s tím vyšly i výsledky GLMM, největší kadavery jsou obývány druhově nejbohatšími společenstvy ($z = 4,626$, $p < 0,001$). Na kadaverech malých potkanů žije více druhů, než na kadaverech myší ($z = -2,888$, $p = 0,01$). Nárůst druhové diverzity mezi společenstvy, žijícími na kadaverech malých a velkých potkanů je malý a není signifikantní ($z = 4,957$, $p = 0,078$). Výsledky GLMM shrnuje Tabulka 4.

Tabulka 4: Výsledky GLMM vlivu velikosti kadaveru na druhovou diverzitu brouků

Diverzita Coleoptera	Rozdíl	z	p
myš – malý potkan	-0.466	-2.888	0.011
velký potkan – malý potkan	0.281	2.159	0.078
velký potkan - myš	0.747	4.957	<0.001



Obr. 7: Průměrná druhová diverzita přepočtená na past, úsečka označuje střední chybu průměru.

4.2 Vliv velikosti kadaveru na zastoupení ekologických skupin

Zastoupení ekologických gild na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů je různé, největší rozdíl ve složení společenstva je na kadaverech myši (Tabulka 2). Graf na Obr. 8c zobrazuje průměrné abundance jednotlivých gild na daném typu kadaveru.

4.2.1 Nekrofágové

Průměrné abundance nekrofágů na kadaveru se zvyšují s velikostní kategorií kadaveru, největší kadavery hostí jejich nejpočetnější společenstva ($z = 237,2$, $p < 10^{-6}$). Na kadaverech malých potkanů žijí výrazně početnější společenstva nekrofágů, než na kadaverech myši ($z = -70,87$, $p < 10^{-6}$), stejně tak výrazný je nárůst abundance společenstev kadaverů velkých potkanů oproti kadaverům malých potkanů ($z = 172,94$, $p < 10^{-6}$). Výsledky GLMM zachycuje Tabulka 5, graf průměrné abundance nekrofágů na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů je na Obr. 8a.

Tabulka 5: Výsledky GLMM pro abundanci nekrofágů na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů

Abundance nekrofágů	Rozdíl	z	p	Abundance omnivorů	Rozdíl	z	p
myš – malý potkan	-1.744	-70.87	<10 ⁻⁶	myš – malý potkan	0.791	11.247	<10 ⁻⁴
velký potkan – malý potkan	1.759	172.94	<10 ⁻⁶	velký potkan – malý potkan	0.941	13.738	<10 ⁻⁴
velký potkan - myš	3.502	150.65	<10 ⁻⁶	velký potkan - myš	0.150	2.811	0.013
Abundance nekrofágních dvoukřídлых	Rozdíl	z	p	Abundance hrobaříků	Rozdíl	z	p
myš – malý potkan	-1.759	-70.58	<10 ⁻⁶	myš – malý potkan	0.052	0.237	0.969
velký potkan – malý potkan	1.768	172.91	<10 ⁻⁶	velký potkan – malý potkan	0.865	-3.204	0.004
velký potkan - myš	3.527	149.63	<10 ⁻⁶	velký potkan - myš	-0.917	-3.503	0.001
Abundance Calliphoridae	Rozdíl	z	p	Abundance mravenců	Rozdíl	z	p
myš – malý potkan	-1.793	-69.38	< 10 ⁻⁶	myš – malý potkan	0.862	11.527	<10 ⁻⁵
velký potkan – malý potkan	1.811	174.02	< 10 ⁻⁶	velký potkan – malý potkan	1.063	14.647	<10 ⁻⁵
velký potkan - myš	3.604	147.20	< 10 ⁻⁶	velký potkan - myš	0.201	3.653	<10 ⁻³
Abundance Sarcophagidae	Rozdíl	z	p	Abundance predátorů	Rozdíl	z	p
myš – malý potkan	-1.436	-13.163	< 10 ⁻⁶	myš – malý potkan	-1.744	-70.87	<10 ⁻⁶
velký potkan – malý potkan	-1.427	-13.046	< 10 ⁻⁶	velký potkan – malý potkan	1.759	172.94	<10 ⁻⁶
velký potkan - myš	0.009	0.066	0.998	velký potkan - myš	3.502	150.65	<10 ⁻⁶
Abundance nekrofágních brouků	Rozdíl	z	p				
myš – malý potkan	0.857	-5.225	<10 ⁻⁶				
velký potkan – malý potkan	1.080	10.536	<10 ⁻⁶				
velký potkan - myš	1.937	13.276	<10 ⁻⁶				

Průměrná abundance imag dvoukřídlých na kadaverech neukazuje žádné signifikantní preference velikosti kadaverů ($z = -1,266$, $p = 0,205$), průměrné abundance jejich larev se významně zvyšují se zvětšující se velikostí kadaveru ($z = 236,72$, $p < 10^{-6}$). Počty larev dvoukřídlých se jsou na kadaverech malých potkanů výrazně vyšší, než na kadaverech myši ($z = -70,61$, $p < 10^{-6}$), nárůst jejich počtů na kadaverech velkých potkanů oproti kadaverům malých potkanů je přibližně stejný ($z = 148,88$, $p < 10^{-6}$). Calliphoridae preferují velké kadavery, jejich početnosti se rovnoměrně zvyšují s rostoucí velikostí kadaveru ($z = 236,69$, $p < 10^{-6}$). Sarcophagidae preferují kadavery malých potkanů ($z = -6,20$, $p < 0,001$), k oběma koncům spektra použitých kadaverů jejich početnosti klesají. Výsledky GLMM zachycuje Tabulka 5, graf průměrné abundance nekrofágů na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů je na Obr. 8a a 8b.

Průměrná abundance nekrofágních brouků stoupá se zvětšující se velikostí kadaveru ($z = 16,09$, $p < 10^{-6}$). Jejich průměrná abundance na kadaverech malých potkanů je oproti myším výrazně vyšší ($z = -5,23$, $p < 10^{-6}$), na kadaverech velkých potkanů je ještě vyšší, než na kadaverech malých potkanů ($z = 13,28$, $p < 10^{-6}$). Výsledky GLMM zachycuje Tabulka 5, graf průměrné abundance nekrofágů na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů je na Obr. 8b.

4.2.2 Predátoři a parazitoidi

Průměrné abundance predátorů na kadaverech jsou obdobné jako u nekrofágů, opět se zvyšující se hmotnostní kategorií kadaveru se zvyšuje i průměrná abundance společenstva ($z = 16,669$, $p < 10^{-6}$). Průměrná abundance predátorů na kadaverech malých potkanů je značně vyšší, než na kadaverech myši ($z = -70,87$, $p < 10^{-6}$), stejný nárůst průměrné abundance je i mezi společenstvy kadaverů malých a velkých potkanů ($z = 172,94$, $p < 10^{-6}$). Preference větších kadaverů v případě predátorů souvisí s larvami dvoukřídlých, které jsou kořistí přítomných predátorů. Predátoři jsou zastoupeni především brouky čeledí Histeridae a Staphylinidae. Výsledky GLMM zachycuje Tabulka 5, graf průměrné abundance predátorů na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů je na Obr. 8e.

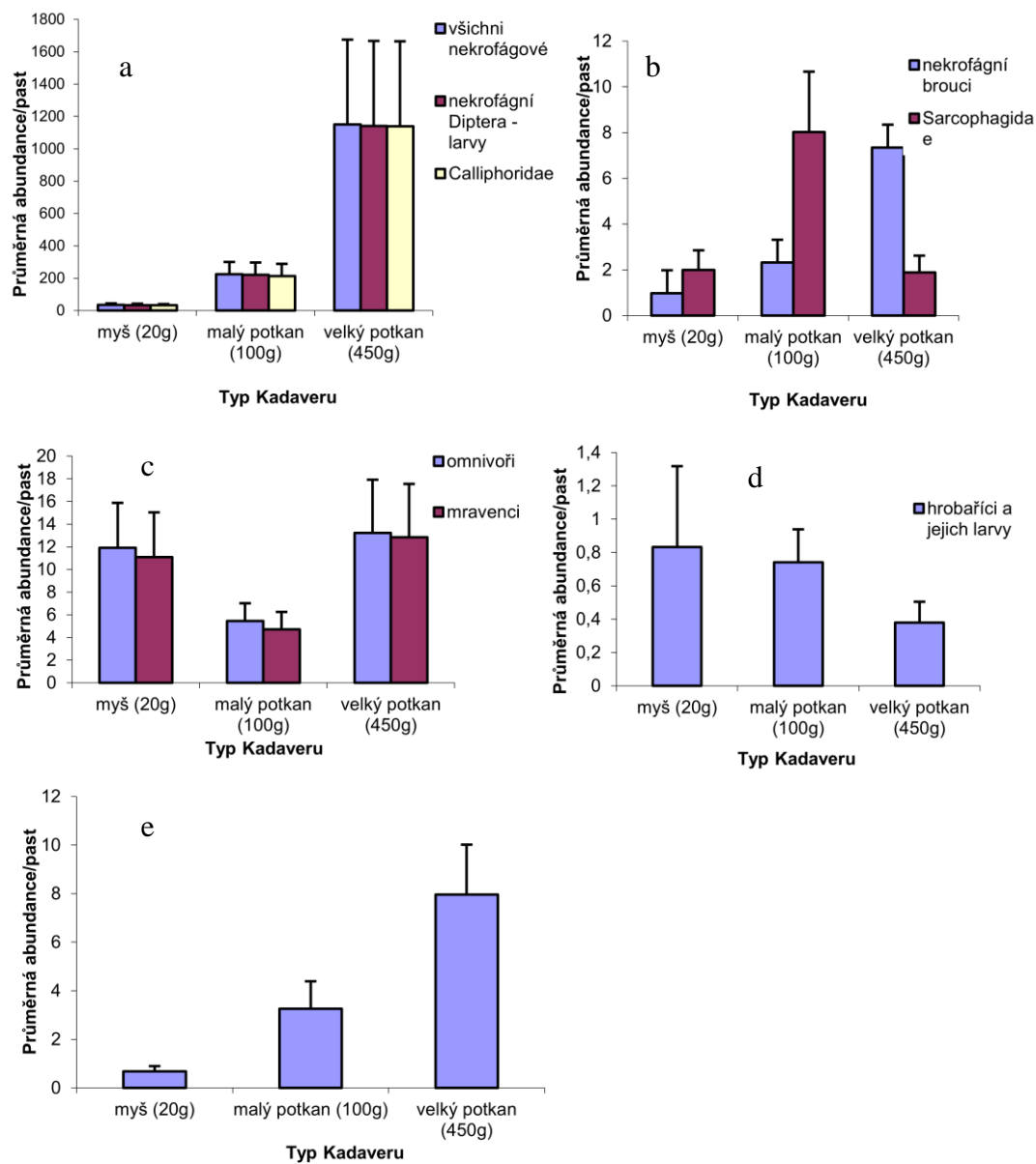
Průměrné abundance zaznamenaných parazitoidů (Hymenoptera: Parasitica) nesouvisí s velikostní kategorií kadaveru ($z = 1,082$, $p = 0,279$).

4.2.3 Omnivoři

Celková abundance všech omnivorů je na kadaverech myší a velkých potkanů je téměř stejná ($z = 7,987$, $p < 0,001$). Jejich abundance je na kadaverech malých potkanů nižší, než na myších ($z = 11,247$, $p < 10^{-4}$), obdobně je abundance na kadaverech velkých potkanů vyšší, než na kadaverech malých potkanů ($z = 13,738$, $p < 10^{-4}$). Výsledky GLMM zachycuje Tabulka 5, graf průměrné abundance omnivorů na jednotlivých velikostních kategoriích kadaverů je na Obr. 8c a 8d.

Průměrné abundance dospělců hrobaříků a jejich larev mírně klesají s rostoucí velikostní kategorií kadaveru ($z = -3,700$, $p < 10^{-3}$). Mezi jejich průměrnou abundancí na kadaverech myší a malých potkanů není signifikantní rozdíl ($z = 0,237$, $p = 0,969$), na kadaverech velkých potkanů je výrazně nižší, než na kadaverech malých potkanů ($z = -3,503$, $p = 0,001$).

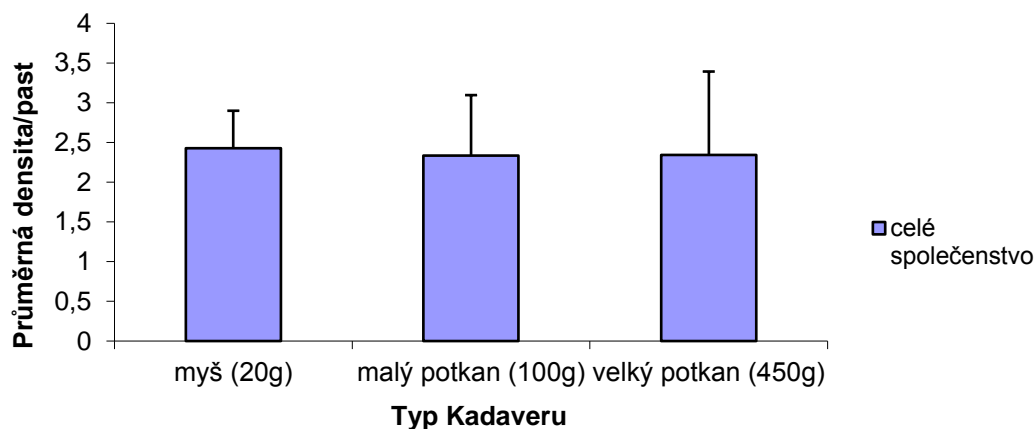
Mravenci tvoří většinu počtu omnivorů na kadaverech, jejich počty jsou na kadaverech myší a velkých potkanů téměř stejné ($z = 3,653$, $p < 10^{-3}$), na kadaverech malých potkanů jsou výrazně nižší, než na kadaverech myší ($z = 11,527$, $p < 10^{-5}$) a na kadaverech velkých potkanů jsou vyšší, než na kadaverech malých potkanů ($z = 14,647$, $p < 10^{-5}$).



Obr. 8: Průměrná abundance zástupců jednotlivých gild nekrobiontního hmyzu a jejich hlavních složek přepočítaná na jednotlivou past, úsečka označuje střední chybu průměru. A, B) nekrofágové: A - celková abundance nekrofágů, abundance larv dvoukřídých, abundance larv Calliphoridae; B - abundance nekrofágních brouků, abundance čeledi Sarcophagidae (Diptera); C,D) omnivoři, C - celková abundance omnivorů, abundance mravenců, D - abundance hrobařů (včetně larv). E) průměrná abundance predátorů.

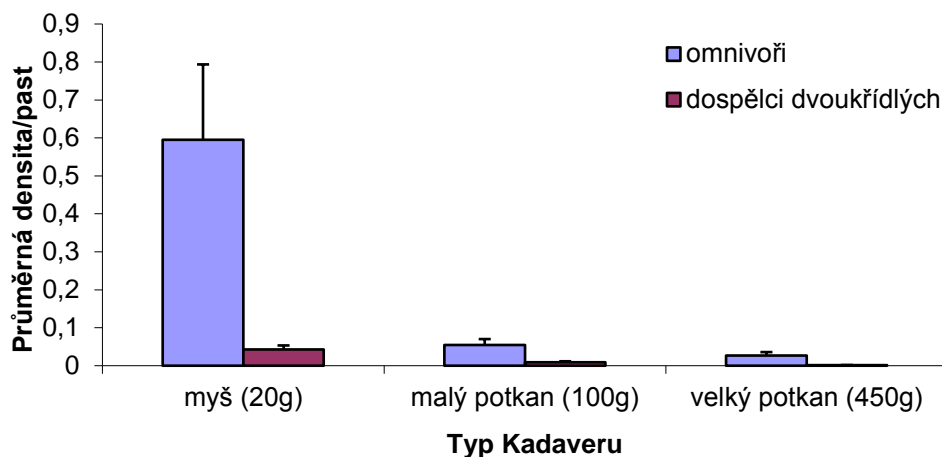
4.3 Vliv velikosti kadaveru na densitu společenstva

Průměrná densita celého společenstva, tedy počet jedinců živočichů vztažený na jednotku hmoty kadaveru, se s rostoucí velikostí kadaveru nemění ($\chi^2 = 7,82$; $p = 0,020$), graf průměrné density na daném typu kadaveru je na Obr. 9.



Obr. 9. Průměrná densita společenstva nekrobiontního hmyzu, úsečka označuje střední chybu průměru..

Signifikantně se liší pouze v případě dospělců dvoukřídých ($\chi^2 = 6,85$; $p = 0,032$) a omnivorů, tedy hrobaříků a mravenců ($\chi^2 = 8,59$; $p = 0,014$). Průměrné density obou těchto skupin s rostoucí velikostí kadaveru klesají (Obr. 10).



Obr. 10. Průměrná densita společenstva nekrobiontního hmyzu: omnivoři a dospělci dvoukřídlého hmyzu. Úsečka označuje střední chybu průměru.

4.4 Velikostní preference zástupců jednotlivých gild

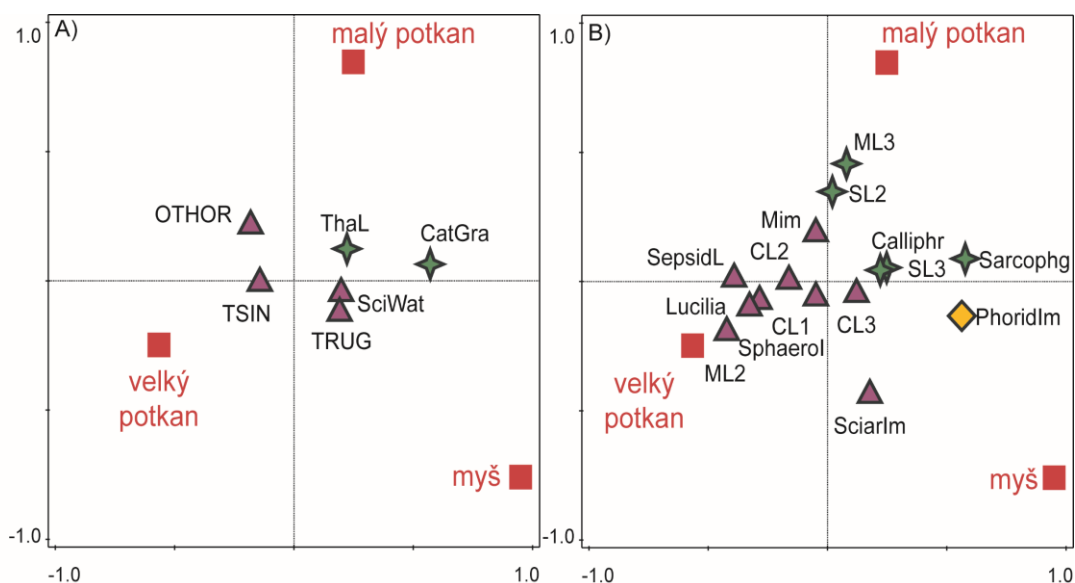
4.4.1 Nekrofágové

Dvoukřídli (**Diptera**) preferují kadavery velkých potkanů, na nichž jsou jejich populace nejpočetnější. Jak larvy, tak imaga **Calliphoridae**, **Muscidae** a **Sepsidae** preferují velké kadavery, kdežto **Sarcophagidae** preferují kadavery malých potkanů. **Phoridae** jsou mezi dvoukřídlymi čeledí, která je nejsilněji atrahována ke kadaverům myši. **Sciaridae** a **Sphaeroceridae** nemají tak vyhraněné preference a preferují spíše větší kadavery. CCA ordinanční diagram preferencí jednotlivých čeledí dvoukřídlych a jejich larev zachycuje Obrázek 11B. $F = 1,8$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 2,6% variability v datech což je 18,4% vysvětlitelné variability.

Mezi brouky (**Coleoptera**) jsou patrné silné trendy preference zejména u mrchožroutů (**Silphidae**: **Silphinae**) (Obrázek 11A, $F = 1,8$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 2,6% variability v datech což je 18,4% vysvětlitelné variability). Velikostní preference jednotlivých pohlaví zaznamenaných druhů znázorňuje ordeinanční diagram na Obrázku 13B ($F = 2,4$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 7,6 % což je 22% vysvětlitelné variability). *Thanatophilus sinuatus* je silně atrahován kadavery velký potkanů, obě pohlaví mají téměř totožné preference. *T. rugosus* také preferuje spíše větší kadavery, samci vyhledávají mršiny spíše potkanů, samice spíše malých potkanů. *Oiceoptoma thoracica* preferuje větší kadavery (velký potkan), samice výrazně preferují

kadavery velkých potkanů, samci výrazně preferují kadavery potkanů malých. *Necrodes littoralis* byl zastoupen pouze 1 samicí na kadaveru velkého potkana.

Čeď Leiodidae byla zastoupena pouze třemi druhy: *Sciodrepoides watsoni*, *Catops grandicollis* a *C. tristis*. *Sciodrepoides watsoni* nemá výrazné preference velikosti kadaveru, spadá však spíše ke kadaverům velkých potkanů. *Catops grandicollis* spíše menší kadavery (myš). *C. tristis* byl zastoupen pouze 1 exemplářem, proto není v analýzách zahrnut. CCA velikostních preferencí Leiodidae zobrazuje ordinanční diagram na Obrázku 11A. $F = 1,8$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 2,6% variability v datech což je 18,4% vysvětlitelné variability.



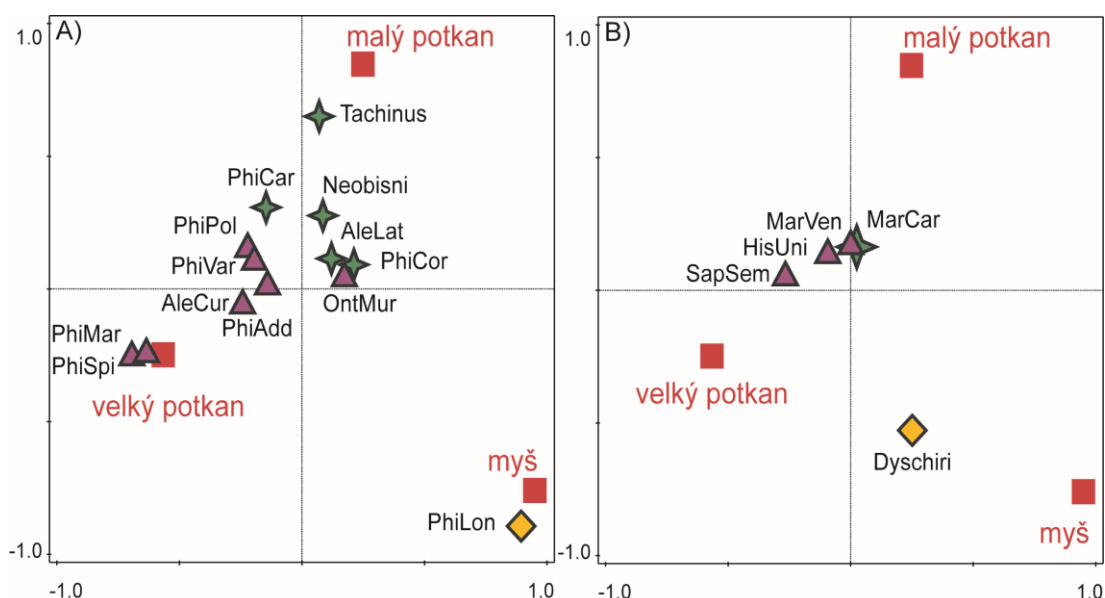
Obrázek 11: Ordinanční diagram preferencí nekrofágů. Převládající preference velikosti kadaveru: čtverec - myš, hvězdička - malý potkan, trojúhelník - velký potkan. A) Silphinae a Leiodidae, B) Diptera

4.4.2 Predátoři

Predátoři preferují spíše větší kadavery (malý a velký potkan) a tvoří je především čeledi Histeridae a Staphylinidae. Z čeledi **Histeridae** bylo zaznamenáno bylo 5 druhů: *Hister unicolor*, *Saprinus semistriatus*, *Margarinotus carbonarius*, *M. ventralis* a *M. terricola*. *H. unicolor* a *S. semistriatus* preferují kadavery velkých potkanů, *M. carbonarius* a *M. ventralis* preferují kadavery malých potkanů. Od druhu *M. terricola* byl zaznamenán pouze 1 exemplář, proto není v analýzách zahrnut. CCA velikostních preferencí Histeridae zobrazuje ordinanční diagram na Obrázku 12B. $F = 1,8$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 2,6% variability v datech což je 18,4% vysvětlitelné variability.

Z čeledi **Staphylinidae** byly zaznamenány především spíše větší druhy této čeledi: *Ontholestes murinus*, *Aleochara lata* a *A. curtula*, rody *Philonthus*, *Tachinus* a *Neobisnius*. Staphylinidae obecně preferují spíše větší kadavery. *P. marginatus* a *P. spinipes*, nejvýrazněji preferují kadavery velkých potkanů, *A. curtula*, *P. politus*, *P. addendus*, *P. varians* a *O. murinus* také preferují spíše kadavery velkých potkanů. *A. lata*, *P. carbonarius*, *P. corruscus*, *Neobisnius* sp. a *Tachinus* sp. preferují spíše kadavery malých potkanů. *P. longicornis* výrazně preferuje kadavery myši. CCA velikostních preferencí Staphylinidae zobrazuje ordinační diagram na Obrázku 12A, $F = 1,8$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 2,6% variability v datech což je 18,4% vysvětlitelné variability.

Rod *Dyschirius* z čeledi Carabidae preferuje také kadavery myši.



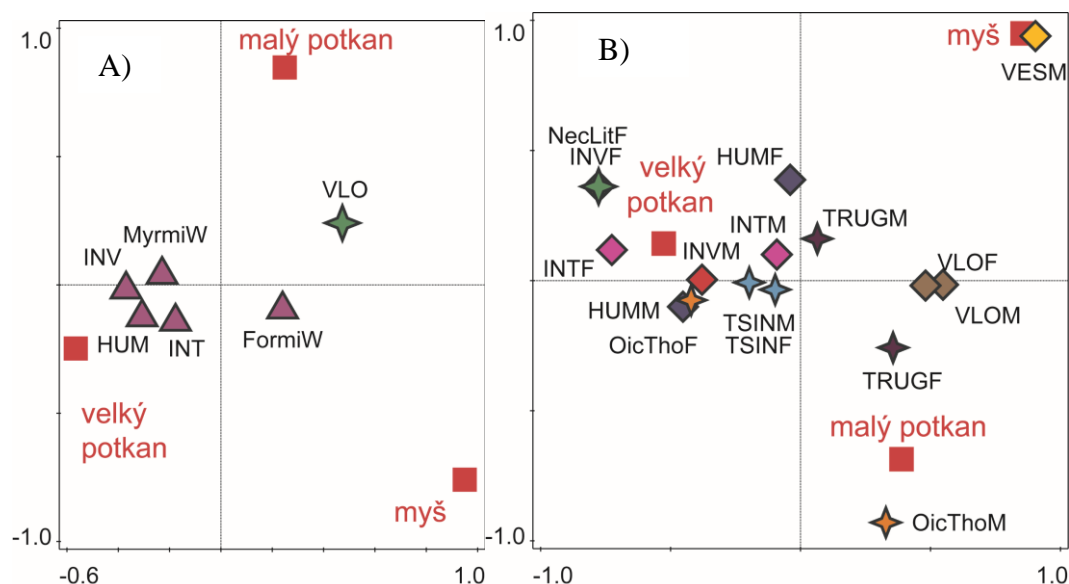
Obrázek 12: Ordinační diagram preferencí predátorů. Převládající preference velikosti kadaveru: čtverec - myš, hvězdička - malý potkan, trojúhelník - velký potkan. A) Staphylinidae, B) Histeridae a Carabidae

4.4.3 Omnivoři

Omnivory tvoří především mravenci (Hymenoptera: Formicidae) a hrobařiči (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*). Mravenci preferují větší kadavery (velký potkan), Myrmecinae výrazněji preferují velké kadavery než Formicinae. CCA velikostních preferencí omnivorů zobrazuje ordinační diagram na Obrázku 13A. $F = 1,8$, $p = 0,002$,

všechny osy vysvětlují 2,6% variability v datech což je 18,4% vysvětlitelné variability.

Preference velikosti kadaveru jednotlivých druhů hrobaříků jsou různé, preference opačných pohlaví se však v rámci daných druhů příliš neliší. CCA velikostních preferencí jednotlivých pohlaví hrobaříků zobrazuje ordinační diagram na Obrázku 13B ($F = 2,4$, $p = 0,002$, všechny osy vysvětlují 7,6 % což je 22% vysvětlitelné variability). *Nicrophorus vespilloides* je silně vázaný na kadavery myši, započítáni byli pouze samci. *N. vespillo* vykazuje afinitu spíše k menším kadaverům (malý potkan), preference samců i samic jsou téměř totožné. Oproti tomu *N. interruptus*, *N. investigator* a *N. humator* jsou více atrahováni většími kadavery (velký potkan), rozdíly mezi pohlavími nejsou příliš výrazné. Samice *N. investigator* a *N. interruptus* preferují kadavery velkých potkanů více než samci, v případě *N. humator* je situace opačná.



Obrázek 13: A) Ordinační diagram preferencí omnivorů. Převažující preference velikosti kadaveru: čtverec - myš, hvězdička - malý potkan, trojúhelník - velký potkan. B) Ordinační diagram preferencí jednotlivých druhů a pohlaví čeledi Silphidae. Poslední písmeno zkratky značí pohlaví: M – samec, F – samice

5. Diskuse

Kadavery jsou obývány početnými společenstvy nejrůznějších živočichů, mezi nimiž jsou dominantní nekrofágní dvoukřídle (Diptera), nekrofágní a draví brouci (Coleoptera) a blanokřídle (Hymenoptera) (Reed 1958; Payne 1965; Cornaby 1974). S tím souhlasí i výsledky této práce, přičemž dominantní jsou bzučivkovití a masařkovití z řádu dvoukřídle (Diptera: Calliphoridae a Sarcophagidae). Dvoukřídle tvořili 96 % zaznamenaných členovců, z toho 99 % byli zástupci čeledi Calliphoridae. Dále byli velmi početní brouci (1,7 % zaznamenaných členovců) čeledí drabčíkovití, mrchožroutovití a mršníkovití (Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae a Histeridae). Silphidae tvořili 47 % zachycených brouků, Staphylinidae 24 % a Histeridae 22%. Blanokřídle byli zastoupeni téměř výhradně mravenci (Hymenoptera: Formicidae).

Na větším potravním zdroji je možno očekávat větší počty živočichů (Moleon et al. 2015; Heard 1998). Námi zaznamenané počty přítomných živočichů tomu odpovídají, na větších kadaverech je možno zachytit i řádově větší množství členovců - na kadaverech myši přibližně desítky, na malých potkanech stovky a na velkých potkanech tisíce jedinců.

Kadavery představují atraktivní potravní zdroj i pro řadu obratlovců a větší kadavery jsou častěji konzumovány obratlovci (DeVault et al. 2003, 2004). Malé kadavery mohou být snadno přesouvány hrobařiky a mohou být také konzumovány obratlovci. Kvůli vyloučení vlivu obratlovců byly pasti kryty ukotveným plastovým košem, účinnost zakrytí však nebyla dokonalá. Bylo tedy testováno, zda frekvence zničení pastí závisí na velikosti použitého kadaveru za předpokladu, že větší kadavery jsou v krajině nápadnější především produkcí většího množství těkavých látek. V rámci provedených pokusů se ukázalo, že zničení pastí je spíše náhodným jevem. Pasti byly ničeny s největší pravděpodobností divokými prasaty, která jsou v místě pokusných ploch značně početná. Vliv na zničení pasti tak může mít její umístění v rámci pokusné plochy, blízkost oblíbených koridorů a míst, v nichž se prasata pohybují. Pasti byly umísťovány do terénu v náhodném pořadí a díky tomu došlo i k odfiltrování vlivu polohy pastí v rámci pokusné plochy. Z výsledků také vyplývá, že zvolený způsob zakrytí kadaverů účinně omezuje menší obratlovce, kteří by jinak kadavery mohli požírat.

5.1 Vliv velikosti kadaveru na abundanci, diverzitu a densitu společenstva

5.1.1 Vliv velikost kadaveru na abundanci a densitu společenstva

Jak již bylo zmíněno, větší potravní zdroje mohou hostit početnější společenstva. V případě efemérních habitatů, jako je ovoce, trus či plodnice hub, nedochází k nárůstu početností živočichů rovnoměrně s rostoucí velikostí potravního zdroje, densita společenstva (počet jedinců vztažený na jednotku hmoty potravního zdroje) tak klesá (Heard 1998; Sevenster a Alphen 1996; Blanckenhorn et al. 2000). Tato skutečnost může být dána rozdílnou úživností a strukturou potravního zdroje – rostlinné materiály či houby obsahují celulózu, respektive chitin, které jsou jen velmi obtížně stravitelné. V případě ovoce může být důvodem nižší obsah proteinů (Levey a Rio 2001; Fischer et al. 2004). Oproti tomu měkké tkáně kadaveru tyto strukturní polysacharidy neobsahují a jsou tedy velmi snadno dostupné většině konzumentů. Početnost společenstev, která žijí na kadaverech, narůstá rovnoměrně s narůstající hmotností kadaveru, jejich densita se nemění (Woodcock et al. 2002).

Abundance společenstev, zkoumaných v této práci, také rostou se zvyšující se hmotností použitých kadaverů a tedy větší kadavery obývají početnější společenstva. Jelikož abundance narůstá rovnoměrně se zvyšující se hmotností kadaveru, zůstává densita společenstva stejná. Na jednotku hmoty kadaveru tak připadá stále stejný počet přítomných bezobratlých bez ohledu na celkovou velikost kadaveru. Tento nárůst abundance společenstev je způsoben především larvami dvoukřídlých, které tvoří největší část nekrobiontních společenstev a které jsou schopny využívat celý objem použitých kadaverů. Mění se pouze density námi zaznamenaných dospělců dvoukřídlých a omnivorů (hrobařici a mravenci). Zachycení dospělců dvoukřídlých je značně ovlivněno použitou metodikou, jejich počty jsou podhodnocené a mohou být značně zkreslené. Počty omnivorů jsou značně ovlivněny mravenci, jejich konkrétní počty mohou kolísat v řádu stovek jedinců a tedy i zjištěný pokles density může být dílem náhody.

Důležitá je však také skutečnost, že kadavery použité v této práci jsou v časných stádiích sukcese, ve kterých jsou stále ještě dostupné měkké tkáně kadaveru. V pozdějších fázích, ve kterých je většina měkkých tkání buď zkonsumována či vysušena, mohou být kadavery obývané výrazně nižšími počty živočichů. Zvláště v případě mumifikovaných kadaverů s vysokým podílem keratinizovaných částí (kůže, srst, peří) a kostí mohou být tyto kadavery vhodné pouze pro úzké spektrum specializovaných nekrofágů jako jsou

Dermestidae či Trogidae, kteří jsou schopni tyto obtížně stravitelné substráty využít (Payne 1965).

5.1.2 Vliv velikosti kadaveru na druhovou diverzitu společenstva

Na větších potravních zdrojích je možno očekávat větší druhovou bohatost přítomných živočichů (Finn a Giller 2000; Woodcock et al. 2002; Moleon et al. 2015). Obecně se nárůst diverzity zpomaluje s rostoucí velikostí habitatu (Lomolino 2000), čemuž odpovídají i výsledky této studie. Vzhledem k velmi obtížné až nemožné determinaci velké části zachycených dvoukřídlých byl vliv velikosti kadaverů na druhovou bohatost přítomných členovců testován pouze za použití brouků. Na nejmenších kadaverech jsou společenstva druhově nejchudší, na největších nejbohatší. Rozdíl mezi druhovou diverzitou společenstva kadaverů malých a velkých potkanů není signifikantní, čiliže společenstva větších kadaverů jsou přibližně stejně druhově bohatá. Svou roli může hrát lokální diverzita brouků, použitých pro výpočet diverzity společenstev kadaverů – větší kadavery již mohou zachycovat velkou část lokální diverzity sledovaných brouků. Trend nárůstu diverzity je však v souladu s obecnými teoriemi o vztahu druhové diverzity a velikosti habitatu (species-area relationship) Palmer a White 1994).

5.2 Vliv velikosti na zastoupení ekologických skupin a velikostní preference zaznamenaných taxonů

5.2.1 Nekrofágové

Dominantní skupinou na kadaverech jsou nekrofágové, jejich hlavní podíl tvoří larvy dvoukřídlých, především čeledi Calliphoridae (Carter et al. 2007; Byrd a Castner 2009; Matuszewski et al. 2010). Calliphoridae a Sarcophagidae jsou hlavními konzumenty kadaverů, jejich larvy se nejvýznamější mírou podílí na redukci hmoty kadaverů (Payne 1965; Matuszewski et al. 2008; Villet 2011). Na větších kadaverech mezi nekrofágy dochází ke kompetici, která omezuje jejich populaci (Ireland a Turner 2006; Rivers et al. 2011). Početnější populace larev dvoukřídlých také přitahují více predátorů a parazitoidů, kteří snižují počty nekrofágů (Rivers et al. 2011). Zvýšená míra predace však může dvoukřídlé stimulovat k rychlejší produkci potomstva a tím doplňovat ztráty způsobené predací (Nicholson 1954, 1957). Tento efekt je popisován jako efekt

Hydry (Abrams a Matsuda 2005), stejně jako bájně Hydře po useknutí hlavy narostly dvě nové, tak dvoukřídlí za zvýšeného predáčního tlaku rychleji nahrazují lovené larvy.

Sarcophagidae jsou na rozdíl od Calliphoridae viviparní či ovoviviparní, kladou tedy vajíčka, ze kterých se okamžitě líhnou larvy prvního instaru či přímo larvy prvního instaru. Tyto larvy se rychle svlékají do druhého instaru (Niederegger et al. 2010). Oproti Calliphoridae jsou také Sarcophagidae méně plodné - cca 300 vajíček u Calliphoridae vs. cca 50 larev u Sarcophagidae na jednu samici (Niederegger et al. 2010). Jelikož samice kladou vajíčka (resp. larvy) do blízkého okolí očí, nozder, úst, uší či genitálií, mohou larvy Sarcophagidae okamžitě zalézat do těchto otvorů a tím unikat řadě predátorů. Právě tyto rozdíly ve strategii rozmnožování mohou být i příčinou rozdílné preference velikosti kadaverů. Calliphoridae jsou velmi plodné a tak vyhledávají spíše větší kadavery, tlaku predátorů odolávají spíše onou vysokou plodností (r-strategie), kdežto Sarcophagidae preferují spíše menší kadavery, na kterých nebývají tak početné populace čeledi Calliphoridae (Denno a Cothran 1975, 1976) nebo tlak predátorů. Využívají i velmi malé kadavery včetně mrtvých bezobratlých (Woodcock et al. 2002; Roháček a Ševčík 2009). Rozmnožovací strategie Sarcophagidae také může být založena na navštěvování většího počtu kadaverů a rozložení larev do více oddělených zdrojů (Braack 1986; Hanski 1987). Muscidae jsou označováni také jako nekrofágové, kteří však obvykle obývají kadavery, které nejsou z různých důvodů obsazené čeledí Calliphoridae (Byrd a Castner 2009; Gunn a Bird 2011). Ostatní čeledi jsou spíše minoritním doplňkem společenstva dvoukřídlných zaznamenaných na kadaverech a je jim věnována pozornost spíše ve forenzní praxi (Benbow et al. 2015; Byrd a Castner 2009).

Zmíněným literárním údajům odpovídají i zjištěné preference velikosti kadaverů. Vzhledem k velmi problematické determinaci a množství sesbíraného materiálu byli dvoukřídlí determinováni pouze do čeledí. U čeledí Calliphoridae, Sarcophagidae a Muscidae byl určen i larvální instar. Početnost larev Calliphoridae se zvyšuje s rostoucí velikostí kadaveru a tvoří naprostou většinu počtů zaznamenaných bezobratlých. Larvy Sarcophagidae jsou nejpočetnější na kadaverech malých potkanů. Vzhledem k jejich preferencím malých kadaverů lze očekávat vyšší počty larev i na kadaverech myší, zde jsou však zřejmě omazovány kompeticí s hrobaříky. Nebyly nalezeny žádné larvy prvního instaru čeledi Sarcophagidae, což je nejspíše způsobeno (ovo)viviparií této čeledi a velmi krátkým trváním prvního larválního instaru. Muscidae jsou málo početní, jejich

preference naznačují, že se vyhýbají kadaverům, které jsou obsazeny silnějšími kompetitory. Mohou také preferovat kadavery v pozdějších fázích sukcese, a proto byli zachyceni jen okrajově.

Pro imaga trojice čeledí Calliphoridae, Sarcophagidae a Muscidae je možno s jistotou tvrdit pouze to, že kadavery navštěvují, jejich preference není možno přesně určit. Design pastí totiž nijak neomezuje jejich pohyb a reagují útekem na již poměrně velkou vzdálenost. Nebylo tak možno je efektivně odchytit ani pomocí entomologické sítě, navíc odchyt byl značně závislý na okolních podmínkách.

Oproti tomu imaga drobných dvoukřídlých čeledí Sphaeroceridae, Sciaridae a Phoridae se zdržovala na kadaveru a zejména v případě Phoridae byli zaznamenáni jedinci odchyceni především při kontrole substrátu pod kadaverem. Phoridae výrazně preferují malé kadavery, čímž se mohou vyhýbat majoritním nekrofágům a predátorům. Jejich přítomnost v substrátu není nijak překvapivá, v literatuře se uvádí jejich častá přítomnost na pohřbených tělech (Byrd a Castner 2009), což odráží i jejich anglický název „coffin flies“. Sphaeroceridae nemají vyhraněné preference velikosti kadaveru, ani se zjevně nevyhýbají majoritním čeledím. Jedná se tedy o minoritní členy společenstva, kteří sdílí prostor s ostatními nekrofágy. Sciaridae jsou dalším taxonem, jehož preference není možné jednoznačně určit, protože byli odchyceni pouze 2 jedinci. Byly zaznamenány také larvy čeledi Sepsidae, které preferují především velké kadavery. Jedná se o drobné larvy, které na velkých kadaverech zřejmě tvoří minoritní složku společenstva.

Mezi nekrofágní brouky jsou řazeni Silphidae, Leiodidae a Dermestidae (Růžička 1994; Sikes 2008; Háva 2011). V případě mrchožroutovitých (Silphidae) byli dospělí hrobařící (rod *Nicrophorus*) označeni jako omnivorní, neboť se živí jak hmotou kadaveru, tak lovem larev dvoukřídlých (Ratcliffe 1996; Sikes 2008). Kadavery mohou mrchožroutovitým sloužit jako zdroje potravy i jako místo k rozmnožování a setkávání opačných pohlaví, nejsou tedy překvapivé velmi podobné preference velikosti kadaverů samců i samic v rámci jednotlivých druhů. Mrchožrouti *Thanatophilus sinuatus* a *T. rugosus* jsou spíše menší druhy, které preferují otevřené biotopy. Protože o své larvy nepečují, ale larvy se na kadaverech živí samostatně, mohou tyto mrchožrouti využívat k rozmnožování i velké kadavery. Tomu odpovídá silná afinita *T. sinuatus* k větším kadaverům. *T. rugosus* má preference více posunuté k menším kadaverům. Rozdílné

preferance těchto dvou druhů jsou zřejmě důsledkem kompetice a rozdělování nik. *T. sinuatus* je na pokusných plochách dominantní (517 zachycených jedinců) a vytlačuje vzácnější *T. rugosus* (32 jedinců) z velkých kadaverů. *Necrodes littoralis* je velký druh mrchožrouta, který je vázaný na velké kadavery (Matuszewski et al. 2014). Kadavery použité v tomto výzkumu jsou pro *N. littoralis* příliš malé, kadavery velkých potkanů jsou spíše na spodní hranici atraktivity – zachycen byl pouze jediný kus. *Oiceoptoma thoracica* je převážně lesní druh, jeho výskyt na kadaverech potkanů lze vysvětlit větší produkcí plyných produktů rozkladu většími kadavery, které tento druh lákají i z blízkých lesních biotopů.

Přestože je v případě některých mrchožroutů uváděno, že se mohou živit i dravě (Charabidze et al. 2016; Ikeda et al. 2006), byli zástupci podčeledi Silphinae na základě tradičního názoru a dostupné literatury klasifikováni jako nekrofágové. K jednoznačnému určení a případné změně klasifikace ekologické gildy mrchožroutů je třeba detailní studie jejich biologie a potravních preferencí. Tato informace je cenná i pro forenzní praxi.

Larvy hrobaříků byly pozorovány pouze na kadaveru myši. V substrátu u všech velikostí kadaverů byla nacházena vajíčka mrchožroutovitých. U myši a malých potkanů je možno předpokládat, že se jedná o vajíčka hrobaříků, zejména pokud byli přítomni dospělí brouci a zahrabávali daný kadaver. Naopak u velkých kadaverů lze spíše předpokládat vajíčka zástupců podčeledi Silphinae (Sikes 2008). Jelikož však určení samotných vajíček je na základě morfologie velmi problematické až nemožné, a protože i na malých kadaverech byly nalezeny larvy mrchožroutů (*Thanatophilus* sp.), je možné z jejich přítomnosti vyvozovat pouze skutečnost, že do substrátu v blízkosti kadaverů kladou vajíčka mrchožroutovití, bez bližší specifikace (Silphidae). Současně s tímto výzkumem probíhal na stejné lokalitě výzkum sukcese na malých mršinách (Kadlec 2015), ve kterém byly larvy hrobaříků zaznamenávány nejvíce na kadaverech starých přibližně 10 dní. Kadavery použité v experimentech pro tuto práci byly tedy pravděpodobně exponovány příliš krátkou dobu (maximálně 8 dní), než aby je mohli hrobařici využít k rozmnožování. Obecně se soudí, že hrobařici jsou schopni lokalizovat kadavery již velmi krátce po smrti daného živočicha (Kalinová et al. 2009) a preferují co nejčerstvější kadavery (Scott 1998; Sikes 2008). Z Kadlecovy práce, ve které byl umožněn rozklad kadaverů bez přístupu členovců až 6 dní (blokování hmyzí sukcese), vyplývá spíše skutečnost, že hrobařici využívají i kadavery starší, pokud nejsou obsazeny

dvoukřídlymi. Novější výzkumy naznačují, že hrobařici dávají přednost spíše starším kadaverům (Šípková a Růžička 2009; von Hoermann et al. 2013). U hrobaříků tradičně uváděná preference čerstvých kadaverů jako zdroje pro rozmnožování tak může být vlastně způsobena spíše intenzivní kompeticí mezi nekrofágy na malých kadaverech a nikoli samotnou preferencí čerstvých kadaverů. Pro tuto hypotézu svědčí i fakt, že hrobařici vylučují antimikrobiální orální a anální sekrety (Rozen et al. 2008; Hall et al. 2011), které dokáží růst mikroorganismů účinně zastavit. Klíčovým faktorem, určujícím odmítnutí či přijetí malého kadaveru jako zdroje pro rozmnožování, tedy není primárně stáří kadaveru, ale přítomnost či nepřítomnost silných kompetitorů. Jelikož kadavery, použité v této studii, byly volně přístupné všem kolonizátorům, lze se domnívat, že velká část kadaverů, která byla exponována dostatečně dlouho, nebyla již pro hrobaříky vhodná k rozmnožování.

Leiodidae jsou drobní saprofágní a nekrofágní brouci s poměrně širokou škálou obývaných biotopů. Jejich preference spíše menších kadaverů (myš a malý potkan) může být ovlivněna zvýšeným rizikem predace čeledí Staphylinidae na větších kadaverech. Jedná se o velmi drobné brouky o velikosti 2 – 3 mm, jejich preference menších kadaverů je tak pravděpodobně způsobem, jak se vyhnout silným predátorům. *Catops grandicollis* výrazněji preferuje menší kadavery, než *Sciodrepoides watsoni*. Jejich rozdílná preference může být dána preferencí kadaverů v pozdějším stadiu rozkladu. Kadlec (2015) popisuje *C. grandicollis* jako druh, který preferuje kadavery spíše starší. Jelikož se menší kadavery rozkládají rychleji (Hewadikaram a Goff 1991) a kadavery použité v této studii jsou spíše v časnějších stadiích rozkladu, preferují Leiodidae kadavery spíše menší. *C. grandicollis* je druh, který byl zaznamenán v podzimním termínu, v době, kdy bylo počasí chladnější, než na jaře a v létě. Kadavery tak mohly dosáhnout požadovaného stadia rozkladu spíše v případě menších velikostních kategorií. Oba druhy tedy mají odlišné preference velikosti kadaveru, které mohou být ovlivněny rychlostí rozkladu kadaverů v době jejich aktivity.

Typicky pozdně sukcesními nekrofágy jsou Dermestidae, kteří konzumují suché části kůže a její deriváty, zaschlou svalovinu a šlachy (Háva 2011). Jelikož byl odchycen pouze jediný exemplář na 8 dní starém kadaveru velkého potkana, lze usuzovat, že pro Dermestidae jsou zkoumané kadavery v příliš časném stadiu rozkladu a nejsou pro ně dostatečně atraktivním zdrojem potravy.

5.2.2 Predátoři a parazitoidi

Společenstvo predátorů na kadaverech tvoří především brouci čeledí Histeridae a Staphylinidae, kteří jsou typickými nekrobiontními predátory (Kočárek 2003; Dekeirsschietter et al. 2013). Histeridae jsou drobnější predátoři, kteří se živí larvami dvoukřídlých. Přestože se nejedná o velké brouky, jsou Histeridae schopni zdolat i plně vzrostlé larvy dvoukřídlých (Peschke et al. 1987). Jsou atrahováni ke kadaverům, na kterých se larvy dvoukřídlých vyskytují (Matuszewski et al. 2008). Staphylinidae jsou velmi rozmanitou čeledí, která zahrnuje velmi drobné až středně velké brouky se širokým spetrem konzumované potravy. Na kadaverech se však jedná opět převážně o predátory, kteří na kadaveru loví především larvy dvoukřídlých (Dekeirsschietter et al. 2013). Vykazují preference podobné jako Histeridae, tedy upřednostňují spíše větší kadavery, kde je dostatek potravy v podobě larev dvoukřídlých.

Abundance zaznamenaných predátorů se zvyšují s velikostí kadaveru. Toto zjištění není nikterak překvapující, abundance predátorů kopíruje trendy v abundanci kořisti. Počty predátorů však nenarůstají lineárně s rostoucí hmotností kadaveru, jako je tomu v případě nekrofágních dvoukřídlých, ale nárůst jejich početnosti mezi kadavery velkých a malých potkanů je menší, než mezi kadavery malých potkanů a myší. Larvy dvoukřídlých často zalézají do nitra kadaveru, do svalů, lebky, podkoží, tělních otvorů nebo do míšního kanálu, kde jsou velmi špatně dostupné nejen pro entomology, ale především pro predátory. Část kořisti tedy může být pro predátory nedostupná. Proto tedy spíše než se vzrůstajícím objemem kadaveru mohou počty predátorů stoupat s jeho povrchem, na kterém je kořist dostupná.

Z výsledků lze soudit, že brouci z čeledi Histeridae preferují spíše větší kadavery. Lépe než velikost kadaveru ale vysvětluje jejich preference přítomnost larev dvoukřídlých. Histeridae preferují větší kadavery, protože na větších kadaverech jsou přítomny početnější populace larev dvoukřídlých. Preference jednotlivých druhů pak mohou být dány velikostí jednotlivých druhů. *Margarinotus carbonarius* a *M. ventralis* jsou spíše drobnější brouci, kteří preferují kadavery malých potkanů. *Saprinus semistriatus* a *Hister unicolor* jsou oproti nim přibližně dvakrát větší a preferují kadavery velkých potkanů. Větší druhy tedy preferují větší kadavery, na kterých mohou nalézt více potravy, menší druhy se jim částečně vyhýbají.

Brouci čeledi Staphylinidae mají podobné preference jako Histeridae a preferují spíše větší kadavery. Zaznamenány byly především rody *Aleochara*, *Philonthus* a *Ontholestes*. Rod *Philonthus* preferuje větší kadavery, *P. marginatus*, *P. spinipes*, *P. addendus*, *P. varians* a *P. politus* preferují kadavery velkých potkanů, přičemž *P. marginatus* a *P. spinipes* nejvýraznější preference velkých kadaverů. *P. corruscus*, *P. carbonarius* a rody *Tachinus* a *Neobisnius* preferují kadavery malých potkanů. *P. longicornis* silně preferuje kadavery myší. Zaznamenané rozdíly ve velikostních preferencích jednotlivých druhů poukazují na rozdělování nik jednotlivých taxonů. Rod *Aleochara* také preferuje větší kadavery, druh *A. curtula* je výrazně více přitahován ke kadaverům velkých potkanů, než *A. lata*. Jelikož jsou to draví brouci, jejichž larvy se vyvíjejí jako parazitoidi v pupáriích dvoukřídlých (Pushkin 2015), mohou jejich rozdílné naznačovat kompetiční rozrůznění nik. Druh *O. murinus* vykazuje nejméně vyhraněné velikostní preference mezi zástupci čeledi Staphylinidae, preferuje ale spíše větší kadavery. *Creophilus maxillosus* je poměrně velký druh drabčíka, který se opět živí především larvami dvoukřídlých a je často nalézán na velkých kadaverech (Peschke et al. 1987; Matuszewski 2008). Zaznamenáni byli pouze 2 jedinci na nejdéle exponovaných kadaverech, z čehož lze vyvozovat, že použité kadavery nejsou dostatečně velkým a atraktivním potravním zdrojem pro tento druh.

Další skupiny predátorů (z čeledi Silphidae rod *Silpha*, Carabidae, larvy čeledi Cantharidae a pavouci) tvoří malou část společenstva predátorů, kteří se vyskytují na kadaverech. Přítomnost těchto predátorů na kadaverech může být dána tím, že se běžně vyskytují v okolním prostředí a kadavery pro ně představují příležitostný zdroj potravy.

V pastech téměř nebyli zaznamenáni predátoři z čeledi Carabidae, zejména úplně chybí velcí střevlíci rodu *Carabus*. Je to pravděpodobně způsobeno metodikou sběru vzorků – pasti nezadržují přítomné živočichy. Střevlíci rodu *Carabus* jsou aktivně se pohybující predátoři s převážně noční aktivitou. Pokud kadavery navštěvují, nezdržují se na nich delší dobu a jelikož byly pasti vybírány v ranních až dopoledních hodinách, je zachycení většího počtu těchto brouků málo pravděpodobné. Důvodem může být také nízká početnost a aktivita těchto střevlíků na pokusných plochách. Velcí střevlíci nebyli zaznamenáni ani v paralelním experimentu, probíhajícím současně s tímto (Kadlec 2015)

Pro pavouky (např. čeledi Thomisidae nebo Lycosidae) může být důležité i to, že

kadavery jsou kryté košíkem a tudíž chráněné proti vlivům počasí (srážky, přímé slunce).

Na základě literárních údajů byl očekáván poměrně častý výskyt parazitických blanokřídlých (např. Ichnemuonidae, Braconidae, Pteromalidae) (Voss et al. 2011). Zaznamenáno však bylo celkem pouze 5 jedinců (Braconidae 3, Ichnemuonidae 1, Parasitica bez bližšího určení 1), každý jako ojedinělý nález. Na vině je pravděpodobně opět metodika sběru spolu s aktivitou těchto skupin – na kadaverech se nezdržují dlouho, neboť využívají jen poměrně krátký úsek času pro kladení vajíček do hostitelských larev (Voss et al. 2009; Frederickx et al. 2013).

5.2.3 Omnivoři

Gildu omnivorů tvoří na kadaverech hrobařici (*Nicrophorus*) a mravenci (Formicidae). Počty zaznamenaných omnivorů jsou nejnižší na kadaverech malých potkanů, kadavery myši a velkých potkanů jsou navštěvovány výrazně vyššími počty jedinců. Jelikož jsou počty omnivorů výrazně ovlivněny značně vysokými počty mravenců, je velmi obtížné vyvozovat preference velikosti kadaverů této gildy jako celku. Vliv velikosti kadaveru na abundanci hrobaříků a mravenců je popsána pro oba taxony zvlášť.

Přestože jsou hrobařici (*Nicrophorus*) svým rozmnožováním vázaní na malé kadavery do 300 g (Sikes 2005), mohou navštěvovat kadavery libovolné velikosti, na kterých se živí hmotou kadaveru a loví larvy dvoukřídlých (Sikes 2008). Navštěvování kadaverů různých velikostí může být ovlivněno biotopem, ve kterém se kadaver nachází. Stanovištní preference hrobaříků není úplně striktní a některé druhy mohou žít v různých biotopech. *Nicrophorus vespilloides* je běžný druh hrobaříka, který se vyskytuje především v lesních biotopech, stejně jako *N. humator*, *N. investigator* a *N. interruptus*. Naopak *N. vespillo* je druhem spíše otevřených lučních biotopů (Kočárek 2003; Růžička 1994). Také velikost imag jednotlivých druhů se liší, přestože v rámci druhu může značně kolísat (Špicarová 1972). *N. vespilloides* patří mezi nejmenší druhy, největší jedince lze nalézt mezi *N. humator*, *N. interruptus* a *N. vespillo*. Velikost imag může hrát v preferenci kadaverů důležitou úlohu, neboť malí jedinci preferují malé kadavery k vytvoření potravní koule, velcí jedinci naopak příliš malé kadavery opouštějí (Hopwood et al. 2016). S rostoucí velikostí imag se tak zvětšuje i velikost kadaveru, který jsou dospělci

schopni využít jako zdroj potravy pro své larvy. Jelikož je ale pokusná plocha obklopena mozaikou různých biotopů, včetně sušších jehličnatých lesů a vlhčích listnatých lesů, a protože hrobařici jsou velmi dobrými letci, nemusí být biotopová preference jednotlivých druhů klíčovým faktorem, určujícím jejich preference. *N. vespillo*, je na pokusných plochách nejhojnější a preferuje kadavery malých potkanů a myší. Jelikož je *N. vespillo* druhem otevřených ploch, je možné předpokládat, že navštěvované kadavery využívá nejen jako zdroj potravy k okamžitému nasycení, ale také jako zdroj potravy pro své larvy. Oproti tomu lesní druhy *N. humator*, *N. interruptus* a *N. investigator* na pokusných plochách preferují kadavery velkých potkanů. Tyto kadavery jsou mimo váhovou kategorii (do 300 g), kterou jsou hrobařici schopni využít k rozmnožování (Scott 1998). Na pokusných plochách tedy vyhledávají větší kadavery, které jim slouží pouze jako zdroj potravy k okamžitému nasycení. Výrazně odlišná velikostní preference kadaverů je ovlivněna také konkurenčním bojem mezi hrobařiky, neboť *N. vespillo* je na pokusných plochách početně dominantním druhem. Je tedy evidentní, že pokusné plochy jsou obývány především tímto druhem, *N. vespillo* se zde rozmnožuje a vytlačuje ostatní druhy z vhodných potravních zdrojů. Ostatní druhy hrobařiků tedy využívají kadavery na pokusných plochách spíše pro obživu, než pro rozmnožování, navštěvují tedy více i velké kadavery. Stejně jako v případě mrchožroutů je velikostní preference kadaverů hrobařiků dána spíše jejich druhem, než pohlavím. Nejvýraznější shodu obou pohlaví na preferenci velikosti kadaveru má opět *N. vespillo*.

Mravenci často označováni jako nekrofágové, kteří se živí hmotou kadaveru (Archanjo de Sales et al. 2016; Moretti a Ribeiro 2006; Cornaby 1974), ale také jako predátoři, kteří jsou schopni požírat vajíčka dvoukřídlých, lovit larvy i dospělé (Archer a Elgar 2003; Andrade-Silva et al. 2015) Na vývoj společenstva kadaveru mohou mít velmi významný vliv, zvláště v případě drobných kadaverů, kdy jsou údajně schopni zkonzumovat velkou část hmoty kadaveru (Moretti a Ribeiro 2006; Cornaby 1974). Svou roli sehrává i rychlost kolonizace, protože mravenci mohou být již v první vlně (Payne 1965), což může mít zcela zásadní pro další vývoj sukcese tohoto mikrohabitatu. Na kadaverech byly zaznamenány poměrně vysoké počty mravenců, kteří tvoří naprostou většinu zachycených blanokřídlých. Nejvyšší počty byly zaznamenány na kadaverech myší a velkých potkanů. Jelikož jsou mravenci schopni konzumovat jak hmotu kadaveru tak jiné bezobratlé a jsou často přítomni ve značných počtech, má jistě jejich přítomnost

na kadaveru velký vliv na další vývoj sukcese. Pokusné plochy jsou mravenci poměrně hustě obývané, konkrétní počty zachycených jedinců mohou být značně ovlivněny blízkostí jejich hnízd. V pilotním pokusu pro jiný výzkum, probíhajícím současně na stejné lokalitě, bylo v pastích stejného designu zaznamenáno až 700 jedinců.

5.2.4 Náhodně se vyskytující skupiny

Taxony, *a priori* označené za náhodně se vyskytující, opravdu nevykazují žádné trendy v abundanci, z čehož je možno vyvozovat, jejich výskyt souvisí spíše se zastoupením okolní fauny. Jedná se především o běžné půdní živočichy, jako jsou chvostoskoci a stonožkovci (Collembola a Myriapoda) nebo běžní luční fytofágové jako kovaříkovití nebo nosatcovití (Coleoptera: Elateridae a Curculionidae). Zejména při rozkladu velkých kadaverů dochází ke značným změnám ve složení původní fauny v půdě pod kadaverem (Bornemissza 1957). Jelikož nebyly prokázány žádné trendy v abundanci zaznamenaných bezobratlých, nemají kadavery na tyto živočichy významný vliv. Mezi náhodně se vyskytující skupiny byli zařazeni i vrubounovití a chrobákovití (Coleoptera: Scarabeidae a Geotrupidae). Atraktivita mršin pro tyto brouky je mimo jiné způsobena obsahem trávicího traktu (Pushkin 2015; Midgley et al. 2012) případně se jedná o saprofágní druhy, které se živí různorodým rozkládajícím se materiálem, mršiny nevyjímaje. Svoji roli může hrát i saturace okolní krajiny těmito druhy, neboť pokusné plochy jsou také z velké části obklopeny pastvinami, které umožňují přežívání silných populací koprofágních brouků. Díky tomu mohou být vrubounovití a chrobákovití častěji nacházeni častěji v přítomnosti kadaverů.

6. Závěr

V rámci této studie bylo použito celkem 180 kadaverů malých savců ve třech váhových kategoriích (20 g, 100 g a 500g). Na kadaverech bylo celkem odchyceno 83 185 jedinců bezobratlých. Zničeno bylo celkem 14 pastí, živočichové zaznamenaní ve zničených pastech nebyli do výsledků zahrnuti. Použitý design pastí zachycuje pouze aktuálně přítomné živočichy, některé skupiny mohou být zachyceny jen okrajově. Design však účinně omezuje obratlovce, kteří by mohli kadavery požírat.

Velikost kadaveru má zásadní vliv na abundanci a složení nekrobiontního společenstva. Větší kadavery obývají početnější společenstva bezobratlých, jejich počet stoupá rovnoměrně s rostoucí hmotou kadaveru, tedy densita nekrobiontních společenstev s rostoucí velikostí kadaveru zůstává konstantní. Větší kadavery hostí také druhově bohatší společenstva, nárůst druhové diverzity se zpomaluje se zvyšující velikostí kadaveru.

Dominantní skupinou na kadaverech jsou nekrofágové, především čeledi Calliphoridae (Diptera), která tvoří naprostou většinu počtů přítomných bezobratlých. Calliphoridae preferují kadavery velkých potkanů. Sarcophagidae preferují menší kadavery, na kadaverech myši jsou omezováni kompeticí s hrobaříky (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*). Nekrofágní brouci jsou zastoupeni mrchožrouty (Coleoptera: Silphidae: Silphinae), kteří preferují kadavery velkých potkanů. Preference jednotlivých druhů je ovlivněna jejich vzájemnou kompeticí, preference jednotlivých pohlaví v rámci druhu je velmi podobná.

Predátoři jsou druhou důležitou skupinou nekrobiontů, tvoří je především čeledi Histeridae a Staphylinidae (Coleoptera). Abundance predátorů stoupají s velikostí kadaverů, největší kadavery jsou obývány největšími počty predátorů. Obě čeledi preferují spíše větší kadavery, preference jednotlivých druhů jsou opět ovlivněny vzájemnou kompeticí, menší druhy preferují menší kadavery než druhy větší. Parazitoidi (Hymenoptera: Parasitica), stejně jako draví střevlíci (Coleoptera: Carabidae) téměř nebyli zaznamenáni.

Omnivoři jsou zastoupeni především mravenci (Hymenoptera: Formicidae) a hrobaříky. Počty mravenců značně kolísají a jejich preference velikosti kadaverů je nejasná. Hrobaříci preferují kadavery myši a malých potkanů, jejich velikostní preference je opět ovlivněna vzájemnou kompeticí, dominantním druhem je *N. vespillo*. Stejně jako

v případě mrchožroutů jsou velikostní preference kadaverů samců i samic v rámci jednotlivých druhů velmi podobné.

Z výsledků vyplývá, že velikost kadaveru má velký vliv početnost a druhovou bohatost přítomného společenstva. Na kadaverech probíhá intenzivní kompetice, která ovlivňuje složení jak ekologických gild, tak zastoupení jednotlivých taxonů a na různých velkých kadaverech mohou dominovat různé skupiny hmyzu.

Síla kompetice mezi dvoukřídlými a hrobaříky na malých kadaverech je otázkou dalšího detailnějšího výzkumu, stejně jako potravní preference hrobaříků, v závislosti na jejich pohlavní aktivitě. Tedy jak se liší preference pohlavně nezralých a pohlavně aktivních jedinců? Zcela zásadně chybí detailní informace o potravních preferencích mrchožroutů – jedná se skutečně o pravé nekrofágy nebo spíše o omnivorní druhy či nekrobiontní predátory? Vhodný je také výzkum parazitických skupin blanokřídlých a jejich vliv na společenstvo nekrofágních dvoukřídlých.

7. Literatura

- ABRAMS, P. A. a MATSUDA H., 2005. The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* [online]. 1. 4., roč. 62, č. 4, s. 758–766. ISSN 0706-652X. Dostupné z: doi:10.1139/f05-051
- ANDERSON, G. S. a S. L. VANLAERHOVEN, 1996. INITIAL STUDIES ON INSECT SUCCESSION ON CARRION IN SOUTHWESTERN BRITISH COLUMBIA. *Journal of forensic sciences*. roč. 41, č. 4, s. 617–625. ISSN 0022-1198.
- ANDRADE-SILVA, J., E. K. C. PEREIRA, O. SILVA, C. L. C. SANTOS, J. H. C. DELABIE a J. M. M. REBELO, 2015. Ants (Hymenoptera: Formicidae) Associated with Pig Carcasses in an Urban Area. *Sociobiology*. 12., roč. 62, č. 4, s. 527–532. ISSN 0361-6525.
- ARCHANJO DE SALES, T., DAEMON, E. a SANTOS LOPES, J. F., 2016. Necrophagous or predators? The role of *Pheidole radoszkowskii* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on *Rattus norvegicus* (Berkenhout) carcasses (Rodentia: Muridae). *Journal of Natural History* [online]. 25. 4., roč. 50, č. 15–16, s. 971–974. ISSN 0022-2933. Dostupné z: doi:10.1080/00222933.2015.1091100
- ARCHER, M. S. a M. A. ELGAR, 2003. Effects of decomposition on carcass attendance in a guild of carrion-breeding flies. *Medical and Veterinary Entomology* [online]. 9., roč. 17, č. 3, s. 263–271. ISSN 0269-283X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2915.2003.00430.x
- BELOVSKY, G. E. a JORDAN, P. A., 1981. Sodium Dynamics and Adaptations of a Moose Population. *Journal of Mammalogy* [online]. 20. 8., roč. 62, č. 3, s. 613–621. ISSN 0022-2372, 1545-1542. Dostupné z: doi:10.2307/1380408
- BENBOW, M., TOMBERLIN, E. J. K. a Aaron M. TARONE, A. M., 2015. *Carrion Ecology, Evolution, and Their Applications*. B.m.: CRC Press. ISBN 978-1-4665-7547-9.
- BLANCKENHORN, W. U., C. MORF a M. REUTER, 2000. Are dung flies ideal-free distributed at their oviposition and mating site? *Behaviour* [online]. 2., roč. 137, s. 233–248. ISSN 0005-7959. Dostupné z: doi:10.1163/156853900502051
- BONACCI, T., ZETTO BRANDMAYR, T., BRANDMAYR, P., VERCILLO, V. a PORCELLI, F., 2011. Successional patterns of the insect fauna on a pig carcass in southern Italy and the role of *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera, Formicidae) as a carrion invader. *Entomological Science* [online]. 1. 4., roč. 14, č. 2, s. 125–132. ISSN 1479-8298. Dostupné z: doi:10.1111/j.1479-8298.2010.00423.x
- BORNEMISSZA, G.F., 1957. An analysis of Arthropod succession in Carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology*. 1. 1., roč. 5, č. 1, s. 1–12.
- BRAACK, L., 1986. Arthropods Associated with Carcasses in the Northern Kruger-

National-Park. *South African Journal of Wildlife Research*. roč. 16, č. 3, s. 91–98. ISSN 0379-4369.

BRAAK, C. J. F. ter a P. SMILAUER, 2012. *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0* [online]. Ithaca USA: Microcomputer Power [vid. 2016-08-13]. Dostupné z: <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/personal/431861>

BRUNDAGE, A., BENBOW, M. E. a TOMBERLIN, J. K., 2014. Priority effects on the life-history traits of two carrion blow fly (Diptera, Calliphoridae) species. *Ecological Entomology* [online]. 10., roč. 39, č. 5, s. 539–547. ISSN 0307-6946. Dostupné z: doi:10.1111/een.12128

BYRD, J. H. a CASTNER, J. L., 2009. *Forensic Entomology: The Utility of Arthropods in Legal Investigations, Second Edition*. B.m.: CRC Press. ISBN 978-1-4200-0886-9.

CAMPOBASSO, C. P., DI VELLA, G. a INTRONA, F., 2001. Factors affecting decomposition and Diptera colonization. *Forensic Science International* [online]. 15. 8., roč. 120, č. 1–2, Forensic Entomology, s. 18–27. ISSN 0379-0738. Dostupné z: doi:10.1016/S0379-0738(01)00411-X

CARTER, D. O., YELLOWLEES, D. a TIBBETT, M., 2007. Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften* [online]. 1. 1., roč. 94, č. 1, s. 12–24. ISSN 0028-1042, 1432-1904. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-006-0159-1

CORNABY, B. W., 1974. Carrion Reduction by Animals in Contrasting Tropical Habitats. *Biotropica* [online]. 1. 4., roč. 6, č. 1, s. 51–63. ISSN 0006-3606. Dostupné z: doi:10.2307/2989697

DEKEIRSSCHIELTER, J., FREDERICK, C., VERHEGGEN, F. J., DRUGMAND, D. a HAUBRUGE, E., 2013. Diversity of forensic rove beetles (coleoptera, staphylinidae) associated with decaying pig carcass in a forest biotope. *Journal of Forensic Sciences* [online]. roč. 58, č. 4, s. 1032–1040. ISSN 0022-1198. Dostupné z: doi:10.1111/1556-4029.12095

DENNO, R. F. a COTHRAN, W. R., 1976. Competitive Interactions and Ecological Strategies of Sarcophagid and Calliphorid Flies Inhabiting Rabbit Carrion. *Annals of the Entomological Society of America*. roč. 69, č. 1, s. 109–113. ISSN 0013-8746.

DENNO, R. F. a COTHRAN, W. R., 1975. Niche Relationships of a Guild of Necrophagous Flies. *Annals of the Entomological Society of America* [online]. 15. 7., roč. 68, č. 4, s. 741–754. ISSN 0013-8746, 1938-2901. Dostupné z: doi:10.1093/aesa/68.4.741

DEVAULT, T. L., RHODES, O. E. Jr a SHIVIK, J. A., 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* [online]. 1. 8., roč. 102, č. 2, s. 225–234. ISSN 1600-0706. Dostupné z: doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12378.x

- DEVAULT, T. L., BRISBIN, I. L. a RHODES, O. E., 2004. Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* [online]. 3., roč. 82, č. 3, s. 502–509. ISSN 0008-4301. Dostupné z: doi:10.1139/Z04-022
- DOWDING, V. M., 1967. The function and ecological significance of the pharyngeal ridges occurring in the larvae of some cyclorrhaphous Diptera. *Parasitology* [online]. 5., roč. 57, č. 2, s. 371–388. ISSN 1469-8161. Dostupné z: doi:10.1017/S0031182000072164
- EGGERT, E. G., REINKING, M. a MULLER, J. K., 1998. Parental care improves offspring survival and growth in burying beetles. *Animal behaviour*. 1., roč. 55, č. 1, s. 97–107. ISSN 0003-3472.
- FARIA, L. D. B., GODOY, W. A. C. a REIS, S. F., 2004. Larval predation on different instars in blowfly populations. *Brazilian Archives of Biology and Technology* [online]. 11., roč. 47, č. 6, s. 887–894. ISSN 1516-8913. Dostupné z: doi:10.1590/S1516-89132004000600008
- FINN, J. A. a GILLER, P. S., 2000. Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography* [online]. 6., roč. 23, č. 3, s. 315–327. ISSN 0906-7590. Dostupné z: doi:10.1034/j.1600-0587.2000.d01-1640.x
- FINN, J. A., 2001. Ephemeral Resource Patches as Model Systems for Diversity-Function Experiments. *Oikos*. roč. 92, č. 2, s. 363–366. ISSN 0030-1299.
- FISCHER, K., O'BRIEN, D. M. a BOGGS, C. L., 2004. Allocation of larval and adult resources to reproduction in a fruit-feeding butterfly. *Functional Ecology* [online]. roč. 18, č. 5, s. 656–663. ISSN 1365-2435. Dostupné z: doi:10.1111/j.0269-8463.2004.00892.x
- FREDERICKX, C., DEKEIRSSCHIELTER, J., VERHEGGEN, F. J. a HAUBRUGE, E., 2013. The Community of Hymenoptera Parasitizing Necrophagous Diptera in an Urban Biotope. *Journal of Insect Science* [online]. 18. 4., roč. 13 [vid. 2016-07-04]. ISSN 1536-2442. Dostupné z: doi:10.1673/031.013.3201
- GESSNER, M. O., SWAN, C. M., DANG, C. K., MCKIE, B. G., BARDGETT, R. D., WALL, D. H. a HAETTENSCHWILER, S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*. 6., roč. 25, č. 6, s. 372–380. ISSN 0169-5347.
- GIRAUDOUX, P., 2016. *pgirmess: Data Analysis in Ecology* [online] [vid. 2016-08-09]. Dostupné z: <https://cran.r-project.org/web/packages/pgirmess/index.html>
- GU, X., HAELEWATERS, D., KRAWCZYNSKI, R., VANPOUCKE, S., WAGNER, H. a WIEGLEB, G., 2014. Carcass ecology: more than just beetles. *ENTOMOLOGISCHE BERICHTEN*. roč. 74, č. 1–2, s. 68–74. ISSN 0013-8827.
- GUNN, A. a BIRD, J., 2011. The ability of the blowflies *Calliphora vomitoria* (Linnaeus), *Calliphora vicina* (Rob-Desvoidy) and *Lucilia sericata* (Meigen) (Diptera:

Calliphoridae) and the muscid flies *Muscina stabulans* (Fallén) and *Muscina prolapsa* (Harris) (Diptera: Muscidae) to colonise buried remains. *Forensic Science International* [online]. 15. 4., roč. 207, č. 1–3, s. 198–204. ISSN 0379-0738. Dostupné z: doi:10.1016/j.forsciint.2010.10.008

HALL, C. L., WADSWORTH, N. K., HOWARD, D. R., JENNINGS, E. M., FARRELL, L. D., MAGNUSON, T. S. a SMITH, R. J., 2011. Inhibition of Microorganisms on a Carrion Breeding Resource: The Antimicrobial Peptide Activity of Burying Beetle (Coleoptera: Silphidae) Oral and Anal Secretions. *Environmental Entomology* [online]. roč. 40, č. 3, s. 669–678. ISSN 0046-225X. Dostupné z: doi:10.1603/EN10137

HANSKI, I. a KOSKELA, H., 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia* [online]. 9., roč. 28, č. 3, s. 203–231. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00751601

HANSKI, I., 1987. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. *Ecological Entomology* [online]. 1. 8., roč. 12, č. 3, s. 257–266. ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2311.1987.tb01004.x

HÁVA, J., 2011. Brouci čeledi kožojedovití (Dermestidae) České a Slovenské republiky. B.m.: Nakladatelství Akademia. ISBN 102. 978-80-200-1894-6

HEARD, S. B., 1998. Resource patch density and larval aggregation in mushroom-breeding flies. *Oikos* [online]. 2., roč. 81, č. 1, s. 187–195. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3546480

HEWADIKARAM, K. A. a GOFF, M. L., 1991. Effect of carcass size on rate of decomposition and arthropod succession patterns. *The American Journal of Forensic Medicine and Pathology*. 9., roč. 12, č. 3, s. 235–240. ISSN 0195-7910.

HOPWOOD, P. E., MOORE, A. J., TREGENZA, T. a ROYLE, N. J., 2016. Niche variation and the maintenance of variation in body size in a burying beetle. *Ecological Entomology* [online]. 2., roč. 41, č. 1, s. 96–104. ISSN 0307-6946. Dostupné z: doi:10.1111/een.12275

HOTHORN, T., BRETZ, F. a WESTFALL, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* [online]. 6., roč. 50, č. 3, s. 346–363. ISSN 0323-3847. Dostupné z: doi:10.1002/bimj.200810425

HŮRKA, Karel, 2005. *Brouci České a Slovenské republiky*. B.m.: Kabourek. ISBN 978-80-86447-04-9.

CHARABIDZE, D., VINCENT, B., PASQUERAULT, T. a HEDOUIN, V., 2016. The biology and ecology of *Necrodes littoralis*, a species of forensic interest in Europe. *International Journal of Legal Medicine* [online]. 1., roč. 130, č. 1, s. 273–280. ISSN 0937-9827. Dostupné z: doi:10.1007/s00414-015-1253-8

CHESSON, P. L. a WARNER, R. R., 1981. Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *The American Naturalist*. roč. 117, č. 6, s. 923–943. ISSN 0003-0147.

IKEDA, H., KUBOTA, K., KAGAYA, T. a ABE, T., 2006. Flight capabilities and feeding habits of silphine beetles: are flightless species really “carrion beetles”? *Ecological Research* [online]. 4. 7., roč. 22, č. 2, s. 237–241. ISSN 0912-3814, 1440-1703. Dostupné z: doi:10.1007/s11284-006-0012-1

IRELAND, S. a TURNER, B., 2006. The effects of larval crowding and food type on the size and development of the blowfly, *Calliphora vomitoria*. *Forensic Science International* [online]. roč. 159, č. 2–3, s. 175–181. ISSN 0379-0738. Dostupné z: doi:10.1016/j.forsciint.2005.07.018

KADLEC, J., 2015. *Sukcese společenstev nekrobiontního hmyzu na mršinách malých obratlovců se zaměřením na brouky (Coleoptera)* [online]. Praha [vid. 2016-08-05]. Univerzita Karlova v Praze. Dostupné z: <https://is.cuni.cz/webapps/zzp/detail/143407/>

KALINOVÁ, B., PODSKALSKÁ, H., RŮŽIČKA, J. a HOSKOVEC, M., 2009. Irresistible bouquet of death—how are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften* [online]. roč. 96, č. 8, s. 889–899. ISSN 0028-1042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-009-0545-6

KNEIDEL, K. A., 1984. Influence of Carcass Taxon and Size on Species Composition of Carrion-breeding Diptera. *American Midland Naturalist* [online]. 1. 1., roč. 111, č. 1, s. 57–63. ISSN 0003-0031. Dostupné z: doi:10.2307/2425542

KOČÁREK, P., 2003. Decomposition and coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*. 3., roč. 39, č. 1, s. 31–45. ISSN 1164-5563.

KUUSELA, S. a HANSKI, I., 1982. The Structure of Carrion Fly Communities: The Size and the Type of Carrion. *Holarctic Ecology*. roč. 5, č. 4, s. 337–348. ISSN 0105-9327.

LEFEBVRE, F. a GAUDRY, E., 2009. Forensic entomology: a new hypothesis for the chronological succession pattern of necrophagous insect on human corpses. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* [online]. 1. 1., roč. 45, č. 3, s. 377–392. ISSN 0037-9271. Dostupné z: doi:10.1080/00379271.2009.10697622

LEVEY, D. J. a RIO, C. M., 2001. It takes guts (and more) to eat fruit: lessons from avian nutritional ecology. *The Auk* [online]. roč. 118, č. 4, s. 819–831. ISSN 0004-8038. Dostupné z: doi:10.1642/0004-8038(2001)118[0819:ITGAMT]2.0.CO;2

LOMOLINO, M. V., 2000. Ecology's most general, yet protean 1 pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography* [online]. 1. 1., roč. 27, č. 1, s. 17–26. ISSN 1365-2699. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2699.2000.00377.x

MAECHLER M. a BOLKER, B., 2011. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and R syntax. R package version 0.999375-39 ed.

MATUSZEWSKI, S., BAJERLEIN, D., KONWERSKI, S. a SZPILA, K., 2008. An initial study of insect succession and carrion decomposition in various forest habitats of Central Europe. *Forensic science international* [online]. 18. 9., roč. 180, č. 2–3, s. 61–69. ISSN 1872-6283. Dostupné z: doi:10.1016/j.forsciint.2008.06.015

MATUSZEWSKI, S., BAJERLEIN, D., KONWERSKI, S. a SZPILA, K., 2010. Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 1: Pattern and rate of decomposition. *Forensic science international* [online]. 30. 1., roč. 194, č. 1–3, s. 85–93. ISSN 1872-6283. Dostupné z: doi:10.1016/j.forsciint.2009.10.016

MATUSZEWSKI, S., KONWERSKI, S., FRĄTCZAK, K. a SZAFALOWICZ, M., 2014. Effect of body mass and clothing on decomposition of pig carcasses. *International Journal of Legal Medicine* [online]. 2. 2., roč. 128, č. 6, s. 1039–1048. ISSN 0937-9827, 1437-1596. Dostupné z: doi:10.1007/s00414-014-0965-5

MIDGLEY, J. M., COLLETT, I. J. a VILLET, M. H., 2012. The distribution, habitat, diet and forensic significance of the scarab *Frankenbergerius forcipatus* (Harold, 1881)(Coleoptera: Scarabaeidae). *African Invertebrates*. roč. 53, č. 2, s. 745–749.

MILNE, L. J. a MILNE, M., 1976. The social behavior of burying beetles. *Scientific American* [online]. roč. 235, č. 2, s. 84–89. ISSN 0036-8733(Print). Dostupné z: doi:10.1038/scientificamerican0876-84

MOLEON, M., SANCHEZ-ZAPATA J. A., SEBASTIAN-GONZALEZ, E. a OWEN-SMITH, N., 2015. Carcass size shapes the structure and functioning of an African scavenging assemblage. *Oikos* [online]. 10., roč. 124, č. 10, s. 1391–1403. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.1111/oik.02222

MOORE, J. C., BERLOW, E. L., COLEMAN, D. C., DE RUITER, P. C., DONG, Q., HASTINGS, A., JOHNSON, N. C., MCCANN, K. S., MELVILLE, K., MORIN P. J., NADELHOFFER, K., ROSEMOND, A. D., POST, D. M., SABO, J. L., SCOW, K. M., VANNI, M. J. a WALL, D. H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* [online]. 7., roč. 7, č. 7, s. 584–600. ISSN 1461-023X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x

MORETTI, T. C. a RIBEIRO, O. B., 2006. *Cephalotes clypeatus* Fabricius (Hymenoptera : Formicidae): Nesting habits and occurrence in animal carcass. *Neotropical Entomology*. 6., roč. 35, č. 3, s. 412–415. ISSN 1519-566X.

NIEDEREGGER, S., PASTUSCHEK, J. a MALL, G., 2010. Preliminary studies of the influence of fluctuating temperatures on the development of various forensically relevant flies. *Forensic Science International* [online]. roč. 199, č. 1–3, s. 72–78. ISSN 0379-0738. Dostupné z: doi:10.1016/j.forsciint.2010.03.015

NICHOLSON, A. J., 1954. Compensatory reactions of populations to stresses, and their evolutionary significance. *Australian Journal of Zoology*. 1. 1., roč. 2, č. 1, s. 1–8.

- NICHOLSON, A. J., 1957. The Self-Adjustment of Populations to Change. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* [online]. 1. 1., roč. 22, s. 153–173. ISSN 0091-7451, 1943-4456. Dostupné z: doi:10.1101/SQB.1957.022.01.017
- NUORTEVA, P., 1970. Histerid beetles as predators of blowflies (Diptera, Calliphoridae) in Finland. *Annales Zoologici Fennici*. roč. 7, č. 2, s. 195–198. ISSN 0003-455X.
- O'FLYNN, M. A., 1983. The Succession and Rate of Development of Blowflies in Carrion in Southern Queensland and the Application of These Data to Forensic Entomology. *Australian Journal of Entomology* [online]. 1. 5., roč. 22, č. 2, s. 137–148. ISSN 1440-6055. Dostupné z: doi:10.1111/j.1440-6055.1983.tb01860.x
- PALMER, M. W. a WHITE, P. S., 1994. Scale Dependence and the Species-Area Relationship. *The American Naturalist*. roč. 144, č. 5, s. 717–740. ISSN 0003-0147.
- PARMENTER, R. R. a MACMAHON, J. A., 2009. Carrion decomposition and nutrient cycling in a semiarid shrub–steppe ecosystem. *Ecological Monographs* [online]. roč. 79, č. 4, s. 637–661. ISSN 0012-9615. Dostupné z: doi:10.1890/08-0972.1
- PASTULA, E. C. a MERRITT, R. W., 2013. Insect Arrival Pattern and Succession on Buried Carrion in Michigan. *Journal of Medical Entomology* [online]. 3., roč. 50, č. 2, s. 432–439. ISSN 0022-2585. Dostupné z: doi:10.1603/ME12138
- PAYNE, J. A., 1965. A Summer Carrion Study of the Baby Pig *Sus Scrofa* Linnaeus. *Ecology* [online]. 1. 9., roč. 46, č. 5, s. 592–602. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1934999
- PAYNE, J. A. a KING, E. W., 1969. Lepidoptera associated with pig carrion. *Lepidopterists Soc J*, 1969.
- PESCHKE, K., KRAPF, D., FULDNER, D., 1987. Ecological separation, functional relationships and limiting resources in a carrion insect community. *Zoologische Jahrbucher. Abteilung fur Systematic Okologie und Geographie der Tiere. Jena*, 114.2: 241-265.
- PUSHKIN, S. V., 2015. Environmental group Necrophilous and Necrobionts Beetles (Insecta; Coleoptera) of the south of the Russia. *Entomology and Applied Science Letters*. roč. 2, č. 4, s. 1–9. ISSN 2349-2864.
- RATCLIFFE, B. C., 1996. *The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska*. B.m.: University of Nebraska State Museum.
- REED, H. B., Jr., 1958. A Study of Dog Carcass Communities in Tennessee, with Special Reference to the Insects. *American Midland Naturalist* [online]. 1. 1., roč. 59, č. 1, s. 213–245. ISSN 0003-0031. Dostupné z: doi:10.2307/2422385
- RICHARDS, E. N. a GOFF, M. L., 1997. Arthropod Succession on Exposed Carrion in Three Contrasting Tropical Habitats on Hawaii Island, Hawaii. *Journal of Medical*

Entomology [online]. 1. 5., roč. 34, č. 3, s. 328–339. ISSN 0022-2585, 1938-2928. Dostupné z: doi:10.1093/jmedent/34.3.328

RIVERS, D. B., THOMPSON, C. a BROGAN, R., 2011. Physiological trade-offs of forming maggot masses by necrophagous flies on vertebrate carrion. *Bulletin of Entomological Research* [online]. 10., roč. 101, č. 5, s. 599–611. ISSN 0007-4853. Dostupné z: doi:10.1017/S0007485311000241

ROHÁČEK, J. a ŠEVČÍK, J., 2009. *Diptera of the Polana Protected Landscape Area - Biosphere Reserve (Central Slovakia)* [online] [vid. 2016-08-13]. ISBN 978-80-89310-55-5. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/270341550_Diptera_of_the_Polana_Protected_Landscape_Area_-_Biosphere_Reserve_Central_Slovakia

ROTHERAY, G. E. a WILKINSON, G., 2015. Trophic structure and function in the larva of predatory muscid flies (Diptera, Muscidae). *Zoomorphology* [online]. 12., roč. 134, č. 4, s. 553–563. ISSN 0720-213X. Dostupné z: doi:10.1007/s00435-015-0284-5

ROZEN, D. E., ENGELMOER, D. J. P. a SMISETH, P. T., 2008. Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 18. 11., roč. 105, č. 46, s. 17890–17895. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0805403105

RŮŽIČKA, J., 1994. Seasonal activity and habitat associations of Silphidae and Leiodidae: Cholevinae (Coleoptera) in central Bohemia.

RŮŽIČKA, J. 2005. Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. *Folia Heyrovskyana, Serie B*, 3: 1-9.

SAGARA, N., 1995. Association of ectomycorrhizal fungi with decomposed animal wastes in forest habitats: a cleaning symbiosis? *Canadian Journal of Botany* [online]. 31. 12., roč. 73, č. S1, s. 1423–1433. ISSN 0008-4026. Dostupné z: doi:10.1139/b95-406

SCOTT, M. P., 1998. The Ecology and Behavior of Burying Beetles. *Annual Review of Entomology* [online]. roč. 43, č. 1, s. 595–618. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.43.1.595

SCOTT, M. P., TRUMBO, S. T., NEESE, P. A., BAILEY, W. D. a ROE, R. M., 2001. Changes in biosynthesis and degradation of juvenile hormone during breeding by burying beetles: a reproductive or social role? *Journal of Insect Physiology* [online]. 3., roč. 47, č. 3, s. 295–302. ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/S0022-1910(00)00116-5

SEVENSTER, J. G. a ALPHEN, J. J. M. V., 1996. Aggregation and Coexistence. II. A Neotropical *Drosophila* Community. *Journal of Animal Ecology* [online]. roč. 65, č. 3, s. 308–324. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/5877

SHORROCKS, B. a BINGLEY, M., 1994. Priority Effects and Species Coexistence - Experiments with Fungal-Breeding *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* [online]. 10., roč. 63, č. 4, s. 799–806. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/5257

SHORROCKS, B., 1990. Competition and Selection in a Patchy and Ephemeral Habitat: The Implications for Insect Life-Cycles. In: Francis GILBERT, ed. *Insect Life Cycles* [online]. B.m.: Springer London, s. 215–228 [vid. 2016-08-04]. ISBN 978-1-4471-3466-4. Dostupné z: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4471-3466-0_15

SCHOENLY, K. a REID, W., 1987. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete seres or a continuum of change? *Oecologia* [online]. 1. 9., roč. 73, č. 2, s. 192–202. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00377507

SIKES, D. S., 2008. Carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). *Encyclopedia of entomology*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. s. 749–757.

SIKES, D. S., 2005. Silphidae Latreille, 1807. *Handbook of zoology*. roč. 4, s. 288–296.

SKIDMORE, P., 1985. *The Biology of the Muscidae of the World*. B.m.: Springer Science & Business Media. ISBN 978-90-6193-139-3.

SZPILA, K., 2009. Key for the Identification of Third Instars of European Blowflies (Diptera: Calliphoridae) of Forensic Importance. In: AMENDT, J., GOFF, M. L., CAMPOBASSO, C. P. a GRASSBERGER, M., ed. *Current Concepts in Forensic Entomology* [online]. B.m.: Springer Netherlands, s. 43–56 [vid. 2015-07-26]. ISBN 978-1-4020-9683-9. Dostupné z: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-9684-6_3

ŠÍPKOVÁ, H. a RŮŽIČKA, J., 2009. Carrion succession stage preference among necrophagous beetles (Coleoptera: Silphidae) in central Europe. (Preference různých staré mršiny u nekrofágních mrchožroutovitých brouků (Coleoptera: Silphidae) ve střední Evropě) [online]. [vid. 2016-08-09]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/269107230_Carrion_succession_stage_preference_among_necrophagous_beetles_Coleoptera_Silphidae_in_central_Europe_Preference_ruzne_stare_mrsiny_u_nekrofagnich_mrchozroutovitych_brouku_Coleoptera_Silphidae_ve_stre

ŠMILAUER, P. a LEPŠ, J., 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5*. B.m.: Cambridge University Press. ISBN 978-1-107-69440-8.

ŠPICAROVÁ N., 1973. Morfoplastické působení potravního faktoru na potomstvo několika druhů rodu *Necrophorus* F. (Col. Silphidae) (Morphoplastic influence of the food factor on the progeny of several species of the genus *Necrophorus* F. (Col. Silphidae)). *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis, Facultas Rerum Naturalium*. roč. 43, s. 297–335.

ŠUSTEK, Z., 1981. Key to identification of insects: Carrion beetles of Czechoslovakia

(Coleoptera, Silphidae). *Zprávy Československé Společnosti Entomologické při ČSAV*.

ŠVÁCHA P. a DANILEVSKY M. L., 1986. Cerambycid Larvae of Europe and Soviet Union (Coleoptera, Cerambycoidea). Part I. *Acta Universitatis Carolinae – Biologica* 30: 1–176.

TARONE, A. M. a FORAN, D. R., 2006. Components of developmental plasticity in a Michigan population of *Lucilia sericata* (Diptera : Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology* [online]. 9., roč. 43, č. 5, s. 1023–1033. ISSN 0022-2585. Dostupné z: doi:10.1603/0022-2585(2006)43[1023:CODPIA]2.0.CO;2

TEAM, R. C., 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

THOMPSON, C. R., BROGAN, R. S., SCHEIFELE, L. Z. a RIVERS, D. B., 2013. Bacterial Interactions With Necrophagous Flies. *Annals of the Entomological Society of America* [online]. 11., roč. 106, č. 6, s. 799–809. ISSN 0013-8746. Dostupné z: doi:10.1603/AN12057

THYSSEN, P. J., 2009. Keys for Identification of Immature Insects. In: Jens AMENDT, M. Lee GOFF, Carlo P. CAMPOBASSO a Martin GRASSBERGER, ed. *Current Concepts in Forensic Entomology* [online]. B.m.: Springer Netherlands, s. 25–42 [vid. 2016-07-18]. ISBN 978-1-4020-9683-9. Dostupné z: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-9684-6_2

TOMBERLIN, J. K., CRIPPEN, T. L., TARONE A. M., SINGH B., ADAMS, K., REZENOM, Y. H., BENBOW, M. E., FLORES, M., LONGNECKER, M., PECHAL, J. L., RUSSELL, D. H., BEIER, R. C. a WOOD, T. K., 2012. Interkingdom responses of flies to bacteria mediated by fly physiology and bacterial quorum sensing. *Animal Behaviour* [online]. 12., roč. 84, č. 6, s. 1449–1456. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2012.09.013

VELASQUEZ, Y., MAGANA, C., MARTINEZ-SANCHEZ A. a ROJO, S., 2010. Diptera of forensic importance in the Iberian Peninsula: larval identification key. *Medical and Veterinary Entomology* [online]. 9., roč. 24, č. 3, s. 293–308. ISSN 0269-283X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2915.2010.00879.x

VILLET, M. H., 2011. African Carrion Ecosystems and Their Insect Communities in Relation to Forensic Entomology. *ResearchGate* [online]. roč. 5, č. 1 [vid. 2016-07-16]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/228474393_African_Carrion_Ecosystems_and_Their_Insect_Communities_in_Relation_to_Forensic_Entomology

VON HOERMANN, C., STEIGER, S., MÜLLER, J. K. a AYASSE, M., 2013. Too Fresh Is Unattractive! The Attraction of Newly Emerged *Nicrophorus vespilloides* Females to Odour Bouquets of Large Cadavers at Various Stages of Decomposition. *PLoS ONE* [online]. 13. 3., roč. 8, č. 3, s. e58524. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0058524

VOSS, S. C., COOK, D. F., a DADOUR, I. R., 2011. Decomposition and insect

succession of clothed and unclothed carcasses in Western Australia. *Forensic Science International* [online]. 10. 9., roč. 211, č. 1–3, s. 67–75. ISSN 0379-0738. Dostupné z: doi:10.1016/j.forsciint.2011.04.018

VOSS, S. C., SPAFFORD, H. a DADOUR, I. R., 2009. Hymenopteran parasitoids of forensic importance: host associations, seasonality, and prevalence of parasitoids of carrion flies in Western Australia. *Journal of Medical Entomology* [online]. 9., roč. 46, č. 5, s. 1210–1219. ISSN 0022-2585. Dostupné z: doi:10.1603/033.046.0532

WESLIEN, J., Line B. DJUPSTRÖM, L. B., SCHROEDER, M. a WIDENFALK, O., 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology* [online]. 1. 11., roč. 80, č. 6, s. 1155–1162. ISSN 1365-2656. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x

WILSON, E. E., MULLEN, L. M. a HOLWAY, D. A., 2009. Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 8. 4., roč. 106, č. 31, s. 12809–12813. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0902979106

WOODARD, C., 2006. *Odor masking of a vertebrate carcass by a burying beetle (Nicrophorus marginatus)*. Lubbock, TX. Master thesis. Texas Tech University.

WOODCOCK, B. A., WATT, A. D. a LEATHER, S. R., 2002. Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology* [online]. 1. 1., roč. 71, č. 1, s. 131–140. ISSN 1365-2656. Dostupné z: doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00584.x

YAMASHITA, S. a HIJII, N., 2007. The role of fungal taxa and developmental stage of mushrooms in determining the composition of the mycophagous insect community in a Japanese forest. *European Journal of Entomology*. 25. 4., roč. 104, č. 2, s. 225–233. ISSN 1210-5759.

8. Přílohy

Příloha 1: Seznam zachycených taxonů, jejich gilda, zkratka pro ordinanční diagramy a počet jedinců

Taxon	Gilda	Zkratka/ označení	Počet jedinců
Coleoptera			
Leiodidae			
<i>Sciodrepoides watsoni</i>	nekrofág	SciWat	70
<i>Catops grandicollis</i>	nekrofág	CatGra	11
<i>Catops tristis</i>	nekrofág	CatTri	1
Histeridae			
<i>Hister unicolor</i>	predátor	HisUni	79
<i>Saprinus semistriatus</i>	predátor	SapSem	146
<i>Margarinotus carbonarius</i>	predátor	MarCar	71
<i>Margarinotus ventralis</i>	predátor	MarVen	20
<i>Margarinotus terricola</i>	predátor	MarTer	1
Staphylinidae			
<i>Aleochara curtula</i>	predátor	AleCur	115
<i>Aleochara lata</i>	predátor	AleLat	52
<i>Philonthus politus</i>	predátor	PhiPol	17
<i>Philonthus aerosus</i>	predátor	PhoAer	1
<i>Philonthus addendus</i>	predátor	PhiAdd	33
<i>Philonthus carbonarius</i>	predátor	PhiCar	10
<i>Philonthus nitidus</i>	predátor	PhiNit	1
<i>Philonthus longicornis</i>	predátor	PhiLon	2
<i>Philonthus corruscus</i>	predátor	PhiCor	17
<i>Philonthus marginatus</i>	predátor	PhiMar	5
<i>Philonthus varians</i>	predátor	PhiVar	44
<i>Philonthus quisquiliarius</i>	predátor	PhiQui	1
<i>Philonthus fuscus</i>	predátor	PhiFus	1

Taxon	Gilda	Zkratka/ označení	Počet jedinců
<i>Philonthus albipes</i>	predátor	PhiAlb	1
<i>Philonthus spinipes</i>	predátor	PhiSpi	2
<i>Philonthus frigidus</i>	predátor	PhiFri	1
<i>Creophilus maxilosus</i>	predátor	CreMax	2
<i>Staphylinus caesareus</i>	predátor	StaCes	1
<i>Ontholestes murinus</i>	predátor	OntMur	12
<i>Xantholinus linearis</i>	predátor	XanLin	1
<i>Bisnius</i>	predátor	Bisnius	1
<i>Neobisnius</i>	predátor	Neobisni	10
<i>Othius</i>	predátor	Othius	1
<i>Oxytelus</i>	predátor	Oxytelus	2
<i>Tachyporus</i>	predátor	Tachyporus	1
<i>Tachinus</i>	predátor	Tachinus	14
<i>Myllaena</i>	predátor	Myllaena	1
larva, gen. sp.	predátor	StaphL	2
imago, gen. sp.	náhodný	St_sm	293
Geotrupidae			
<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	koprofág	AnoSte	22
<i>Tripocoprpris vernalis</i>	koprofág	TriVer	1
<i>Geotrupes spiniger</i>	koprofág	GeoSpi	1
Scarabeidae			
<i>Onthophagus</i>	koprofág	Onthophag	22
<i>Aphodius</i>	koprofág	Aphod	1
Siphidae			
<i>Nicrophorus vespillo</i> , (samec/samice)	omnivor	VLO(M/F)	37 / 24
<i>Nicrophorus interruptus</i> , (samec/samice)	omnivor	INT(M/F)	4 / 2
<i>Nicrophorus investigator</i> , (samec/samice)	omnivor	INV(M/F)	3 / 1
<i>Nicrophorus investigator</i> , larva	nekrofág	INVL	25
<i>Nicrophorus humator</i> , (samec/samice)	omnivor	HUM(M/F)	7 / 4

Taxon	Gilda	Zkratka/ označení	Počet jedinců
<i>Nicrophorus vespilloides</i> , (samec/samice)	omnivor	VES(M/F)	2 / 1
<i>Thanatophilus sinuatus</i> , (samec/samice)	nekrofág	TSIN(M/F)	268 / 249
<i>Thanatophilus rugosus</i> , (samec/samice)	nekrofág	TRUG(M/F)	29 / 3
<i>Thanatophilus</i> sp., larva	nekrofág	ThaL	14
<i>Oiceoptoma thoracica</i> , (samec/samice)	nekrofág	OicTho (M/F)	1 / 2
<i>Necrodes littoralis</i> , (samec/samice)	nekrofág	NecLit(M/F)	0 / 1
<i>Silpha tristis</i> , (samec/samice)	predátor	SilTri(M/F)	0 / 1
<i>Silpha carinata</i> , (samec/samice)	predátor	SilCar(M/F)	0 / 1
Dermestidae			
<i>Dermestes murinus</i>	nekrofág	DerMur	1
Cantharidae			
larva, gen. sp.	predátor	CanthL	17
Carabidae			
<i>Poecilus</i>	predátor	Poecilus	1
<i>Dyschirius</i>	predátor	Dyschir	6
<i>Lebiinae</i>	náhodný	Lebiin	1
larva, gen. sp.	predátor	CaraL	7
Chrysomelidae			
imago, gen. sp.	náhodný	Chrysomel	2
Coccinelidae			
larva, gen. sp.	náhodný	CocciL	1
Byrrhidae			
imago, gen. sp.	náhodný	Byrrhidae	1
Scolytidae			
imago, gen. sp.	náhodný	Scolytidae	2
Elateridae			
imago, gen. sp.	náhodný	ElateriIm	1
larva, gen. sp.	náhodný	ElateriL	6

Taxon	Gilda	Zkratka/ označení	Počet jedinců
Curculionidae			
imago, gen. sp.	náhodný	Curculionid aeIM	2
larva, gen. sp.	náhodný	Curculionid aeL	10
Diptera			
vajíčko, gen. sp.	náhodný	ovo	25277
pupárium, gen. sp.	náhodný	pup	3
Calliphoridae			
larva 1. instar, gen. sp.	nekrofág	CL1	11866
larva 2. instar, gen. sp.	nekrofág	CL2	60801
larva 3. instar, gen. sp.	nekrofág	CL3	24291
<i>Lucilia</i> sp., imago	nekrofág	Lucilia	32
<i>Calliphora</i> sp., imago	nekrofág	Calliphr	12
Sarcophagidae			
larva 1. instar, gen. sp.	nekrofág	SL1	0
larva 2. instar, gen. sp.	nekrofág	SL2	230
larva 3. instar, gen. sp.	nekrofág	SL3	474
<i>Sarcophaga</i> sp., imago	nekrofág	Sarcophg	7
Muscidae			
larva 1. instar, gen. sp.	nekrofág	ML1	0
larva 2. instar, gen. sp.	nekrofág	ML2	26
larva 3. instar, gen. sp.	nekrofág	ML3	13
imago, gen. sp.	nekrofág	Mim	12
Phoridae			
imago, gen. sp.	nekrofág	PhoridIm	60
Sphaeroceridae			
imago, gen. sp.	nekrofág	SphaeroIm	16
Sciaridae			

Taxon	Gilda	Zkratka/ označení	Počet jedinců
imago, gen. sp.	nekrofág	SciarIm	2
Sepsidae			
larva, gen. sp.	nekrofág	SepsidL	7
Piophilidae			
larva, gen. sp.	nekrofág	PiophL	1
Anthomyidae			
imago, gen. sp.	náhodný	AnthomIm	2
larva, gen. sp.	náhodný	AnthomL	2
Agromyzidae			
imago, gen. sp.	náhodný	AgromIm	1
Asilidae			
larva, gen. sp.	náhodný	AsilidaeL	1
Lauxaniidae			
imago, gen. sp.	náhodný	LauxIm	1
Hymenoptera			
Braconidae			
imago, gen. sp.	parazitoid	Braconid	3
Ichnemuonidae			
imago, gen. sp.	parazitoid	Ichnemuoni	1
Parasitica			
imago, gen. sp.	parazitoid	Parasitica	1
Formicidae			
Formicinae, dělnice	omnivor	FormiW	1583
Formicinae, larva, kukla	náhodný	FormiNonW	5
Myrmicinae, dělnice	omnivor	MyrmiW	40
Araneae			
Gnaphosidae	predátor	Gnaphosid	5
Lycosidae	predátor	Lycosidae	16
Thomisidae	predátor	Thomisidae	27

Taxon	Gilda	Zkratka/ označení	Počet jedinců
Tetragnathidae	predátor	Tetragnathid	1
Dyctinidae	predátor	Dyctinidae	1
Agelenidae	predátor	Agelenidae	1
Ostatní			
Collembola	náhodný	Collembola	24
Coreidae	náhodný	Coreidae	2
Miridae	náhodný	Myridae	3
Chilopoda	náhodný	Chilopoda	4
Julidae	náhodný	Julidae	2
Annelida	náhodný	Annelida	6

Příloha 2: Tabulka zaznamenaných druhů (ukázka, kompletní data jsou na CD)

Name	Season	Mass	Time	Condition	SciWat	CatGra	CatTri	HisUni	SapSem	MarCar
PV1	1	500	1	0						
PV2	1	500	2	0						
PV3	1	500	3	0						
PV4	1	500	5	0						
PV5	1	500	8	0					15	3
PV6	1	500	1	0						
PV7	1	500	2	0						
PV8	1	500	3	0						
PV9	1	500	5	0						
PV10	1	500	8	0	1			1	1	18
PV11	1	500	1	0						
PV12	1	500	2	0	5					
PV13	1	500	3	0	4					
PV14	1	500	5	0	1				2	1
PV15	1	500	8	0				4	7	7
PV16	1	500	1	0						
PV17	1	500	2	0	1					
PV18	1	500	3	0	2				19	1
PV19	1	500	5	0	3				2	
PV20	1	500	8	0	7				9	12